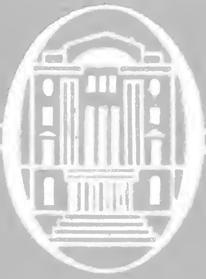
ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 66

3

МАРТ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1981

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), И. Д. Романов, Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), I. D. Romanov, T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. M. Sytnik, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. А. Александрова, Л. А. Привалова*

Сдано в набор 08.12.80. Подписано к печати 18.02.81. М-19955. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $9^1/_2+3$ вкл. ($^3/_8$ печ. л.) = = 13.83 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.46. Тираж 2843. Тип. зак. 2035.

Издательство «Наука». Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

ТОМ 66 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1981, № 3

УДК 581.9 : 581.526.53 : 551.791

Е. М. Лавренко

О РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ПЕРИГЛЯЦИАЛЬНЫХ СТЕПЕЙ СССР

E. M. LAVRENKO. ON THE VEGETATION OF THE PLEISTOCENE PERIGLACIAL STEPPES OF THE USSR

Рассматриваются палеогеографические условия перигляциальных степей, занимавших обширные пространства в средних широтах Евразии в ледниковую валдайскую эпоху верхнего плейстоцена. Особенно существенные доказательства наличия этих степей получены благодаря работам палеотериологов. Суровые условия этой эпохи сделали невозможным существование зоны хвойных и широколиственных лесов. Ее место заняли обширные перигляциальные тундры, а южнее последних — перигляциальные степи. В особом разделе рассматриваются палеопалинологические доказательства их существования. Однако эти данные не дают точного представления о родовом и видовом составе этих типов растительности. Автор полагает, что перигляциальные степи, как и современные, были в основном плотнодерновиннозлаковыми и плотнодерновинноосоковыми, а по своей структуре и составу были близки к реликтовым степным сообществам Центральной Якутии и верхней части бассейнов рек Яны, Индигирки и Колымы, а местами — надлуговых террас их среднего течения.

Что такое перигляциальные степи? Это степи, существовавшие во время ледниковых фаз плейстоцена преимущественно последнего вюрмского (валдайского) оледенения в условиях резко континентального климата, холодного и сухого. Эти степи непосредственно контактировали с тундрами, располагавшимися севернее перигляциальных степей.

Вопрос о перигляциальных степях возник уже в начале текущего века и породил большую литературу. В настоящей статье я не собираюсь делать обзор этой литературы, так как это было уже выполнено в обстоятельной работе Б. Н. Городкова (1939). Он подвел итоги ботанико-географическому периоду в истории этого вопроса, так как для доказательства существования степей во время ледниковых зон плейстоцена, помимо общих палеогеографических соображений о холодном и сухом климате ледниковых эпох, во всяком случае более поздних, ботаники для суждения о флористическом составе перигляциальных степей привлекали преимущественно материал по географии, экологии и фитоценологии современных степных растений.

Сам Городков, являвшийся большим знатоком растительности Крайнего Севера нашей страны, был резким противником концепции перигляциальных степей. Он считал, что во время всех ледниковых эпох плейстоцена была та же система зон, которая имеется и сейчас в северном полушарии: тундровая, лесная, степная, пустынная. Между этими основными зонами существовали переходные образования (лесотундра, лесостепь, полупустыня), которые, с моей точки зрения, следует подчинять в качестве подзон основным зонам. Городков полагал, что лесная зона во время ледниковых эпох плейстоцена могла претерпевать некоторые изменения (сдвигаться к югу, суживаться в меридиональном направлении, изменять свой состав), но все же всегда оставалась, отделяя тундру от степи. В обзор Городкова не вошла работа Ю. Д. Клеопова (1941)

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1981 г.

о «реликтовом звене Cariceta humilis», в которой он развивает концепцию о перигляциальных степях для территории европейской части СССР.

Одновременно с работой Городкова вышли две очень важные работы И. М. Крашенинникова (1937, 1939) о плейстоценовой лесостепи. Он считает, что во время оледенений плейстоцена в средних широтах Евразии существовала перигляциальная лесостепь, где степи чередовались с сосновыми и лиственничными лесами. В составе этих степей основную роль играли не ковыли, а овсец *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski и многочисленные выходцы из Восточной Сибири и Северной Монголии. Обширную территорию между Вилюем в Якутии и Северной Монголией он рассматривает как основной очаг развития холодных континентальных степей и светлохвойных лесов плейстоценовой лесостепи. Точку зрения Крашенинникова в основном нужно признать верной, но не во все фазы оледенений это была лесостепь, часто это были почти безлесные степи.

В настоящее время, видимо, никто уже не сомневается в существовании плейстоценовых степей во время позднеплейстоценовой — вюрмской (валдайской) — ледниковой эпохи. Степи эти контактировали с тундрой, образуя в известной мере переходную полосу, или тундростепь. На обширных перигляциальных пространствах соприкасались и взаимопроникали биомы не только тундр и холодных степей, но и высокогорная растительность, спустившаяся с обледеневших гор.

Общие природные условия верхнего позднего плейстоцена

В нашей стране всегда уделялось много внимания всестороннему изучению четвертичного периода, или антропогена. Время от времени появлялись обобщающие труды по всем вопросам, связанным с изучением геологических отложений антропогена и сложной и очень изменчивой истории природных условий этого последнего отрезка геологического времени. К таким обобщающим работам относятся капитальные монографии И. П. Герасимова и К. К. Маркова (1939), К. К. Маркова и А. А. Величко (1967) и А. А. Величко (1973).

Как известно, антропоген, или четвертичный период, делят в настоящее время на следующие основные временны́е разделы: 1) эоплейстоцен, 2) нижний, 3) средний, 4) верхний плейстоцен, 5) голоцен. Общий характер изменений климатических условий в Средней и Южной Европе от эоплейстоцена до голоцена легко проследить по составу фауны (Arambourg, 1962, цит. по: Величко, 1973).

Фауна эоплейстоцена была еще субтропической; в ее состав входили мастодонт, древний южный слон, махайродус (саблезубый тигр), макаки и животные, которые в настоящее время существуют только в тропических странах — зебра, носорог, гиппопотам. Для нижнего плейстоцена указываются лесной слон, носорог Мерка, гиппопотам, лошадь Мосбаха, широколобый олень, бизон, бык, пещерный медведь, гиена; ряд теплолюбивых видов, живших в Европе в эоплейстоцене, вымирает. В среднем плейстоцене остаются лесной слон, носорг Мерка, гиппопотам и другие животные, появляются трогонтерий, а в приледниковой полосе рисского (днепровского) оледенения — арктические крупные млекопитающие — мамонт, северный олень, мускусный овцебык. В верхнем плейстоцене в эмском (микулинском) межледниковье продолжали существовать лесной слон, трогонтерий, носорог Мерка и даже гиппопотам (мустьерский комплекс). Наконец, верхнепалеолитический фаунистический комплекс времени вюрмского (валдайского) оледенения включал арктические, а южнее и некоторые бореальные виды: мамонт, шерстистый носорог, северный олень, мускусный овцебык, песец, волк, рысь, бурый медведь, лань, лошадь, тюлень. Эти очень краткие сведения о сменах фауны в Южной и Средней Европе в антропогене дают общее представление о прогрессирующем похолодании климата в Европе в течение четвертичного времени.

На основе обстоятельного анализа палеофаунистических данных и результатов спорово-пыльцевого анализа отложений времен вюрмского (валдайского) оледенения Величко (1973 : 30) приходит к таким выводам. Первая половина вюрмского ледникового времени была относительно холодной и более или менее влажной; она прерывалась несколькими более теплыми интерстадиалами. «Главная фаза ксерофитизации растительности в плейстоцене, сопровождавшаяся исчезновением или резким сокращением лесов при полном господстве холодолюбивой тундрово-степной растительности, падает на вторую главную фазу валдайской эпохи и продолжается вплоть до среднего голоцена. . . Если в более ранние ледниковые эпохи (в том числе в днепровскую) холодолюбивая растительность распространялась в районах, прилегающих к ледниковым покровам, то во вторую половину валдайской эпохи, в период с 35—31 тысячи до 9—7 тысячи (лет. — *Е. Л.*) до нашей эры, перигляциальная растительность практически завоевала не только всю умеренную зону Европы, но и проникала на территорию субтропической, существуя в районах, отстоявших на 2000—2500 км от района оледенения Скандинавии. . . Палеоботанические данные по Сибири находятся в целом в согласии с этими выводами».

Эти выводы подкрепляются анализом отложений и ископаемых мерзлотных образований в последних времени валдайского оледенения.

Очень интересны результаты изучения стратиграфии пещерных отложений вюрмской (валдайской) эпохи во Франции и Польше. Более нижние слои с остатками мустьерской культуры характеризуются преобладанием мелкоземистых отложений, а имеющийся в них щебень, иногда залегающий в виде более или менее оформленного слоя, характеризуется следами выветрелости (закругленностью обломков щебня и пр.). В этом слое залегают орудия мустьерской культуры. Верхний слой этих отложений состоит из довольно крупного щебня без ясных следов выветривания (обломки щебня с острыми краями). Этот щебень является результатом морозной экскавации с потолка пещеры. Орудия труда в этом слое принадлежат позднему палеолиту; слой сформировался в условиях очень холодного и сухого климата. Подобные же явления наблюдаются в пещерах северо-западного Закавказья и даже в более южных районах, уже вне СССР.

В лёссах, располагающихся выше брянской почвы, которая маркирует в нашей стране границу между первой и второй частями вюрма, наблюдается меньшая выветрелость, чем лёссов ниже брянской почвы.

Перейдем к ископаемым мерзлотным образованиям, столь характерным для отложений перигляциальных пространств второй половины валдайского (вюрмского) оледенения. Особенно большой интерес к изучению этих явлений появился после того, как на поверхности почв средней полосы Восточно-Европейской (Русской) равнины были обнаружены явные следы полигональной мерзлотной трещиноватости.

«В отложениях большей части плейстоцена (до верхнего плейстоцена) эти (мерзлотные. — *Е. Л.*) деформации отмечаются редко и преимущественно на территориях, покрывавшихся ледниками или непосредственно вблизи их границ. Лишь начиная с последней (валдайской) ледниковой эпохи криогенные процессы начинают распространяться и в перигляциальной зоне. Однако в первую половину валдайской эпохи они не были еще очень активными. . . Резкое увеличение мерзлотных образований происходит во вторую (послебрянскую) половину валдайской эпохи — получают господство деформации структурного типа, крупные псевдоморфозы по повторно-жильным льдам. На обширных пространствах умеренного пояса Евразии (а возможно, и Северной Америки) образуется огромный пояс сплошного распространения многолетней мерзлоты, который существует вплоть до конца плейстоцена—начала голоцена» (Величко, 1973 : 50, 51).

Таким образом, наибольшее похолодание в антропогене связано со второй половиной валдайского оледенения. Похолодание было настолько велико, что покрылись ледниковым покровом океаны: Северный ледовитый, Тихий и Атлантический ледник проник на юг местами до 40° с. ш. и даже южнее (Величко, 1973; см. рис. 30). Это еще более усилило континентализацию климата средних и высоких широт северного полушария. Почти половина северного полушария в конце плейстоцена представляла из себя поистине апокалипсическую картину.

В этой же монографии Величко (1973) имеется схематичная карта (рис. 51), на которой показана деградация морских льдов и многолетней мерзлоты на суше при переходе последнего этапа плейстоцена к современному (голоцену). На этой карте видно, что многолетняя мерзлота простиралась далеко к югу. До настоящего времени она сохранилась в Восточной Сибири и на севере Центральной Азии — в горной лесостепи Монголии, т. е. значительно южнее по сравнению с остальными районами Севера Евразии. Именно на этой территории в лесной зоне и даже в Арктике (к востоку от Лены) осталось множество реликтовых позднеплейстоценовых (перигляциальных) по времени фитоценозов — степных, луговых, травяно- и кустарничково-тундровых — как в нижних поясах гор, так и на прилегающих возвышенных равнинах. Об этих реликтах для разных частей этой обширной территории уже писали ряд авторов. Я на этом здесь не останавливаюсь, это тема особой статьи.

Тундрово-степная фауна валдайской (вюрмской) ледниковой эпохи

Из всех животных фитофагов наибольшее значение в жизни растительного покрова имеют млекопитающие и насекомые. На суше лучше всего сохраняются остатки млекопитающих, преимущественно их кости. Костные остатки млекопитающих поддаются определению не только до рода, но и до вида. Это позволяет использовать их не только для палеогеографических реконструкций, но и для выводов об эволюции тех или иных систематических групп млекопитающих на протяжении всего антропогена, что почти невозможно сделать для большинства высших растений.

Известный советский териолог и палеонтолог К. К. Флеров (1979) считает, что современная тропическая териофауна в основном сложилась к концу неогена, а во внетропических районах северного полушария — только к началу голоцена. Это связано с основной направленностью общих изменений климата в сторону похолодания, которое началось еще с конца палеогена и особенно ускорилось в антропогене, осложнившись при этом чередованием в четвертичном периоде холодных ледниковых эпох и более теплых межледниковых.

Но нас в этом случае больше интересуют палеозоологические данные для целей палеогеографии. И здесь нужно сказать с полной определенностью, что именно палеотериологические факты окончательно решили вопрос о существовании в течение последней ледниковой эпохи обширной зоны перигляциальных степей, простирающейся в пределах средних широт по всей Евразии, кроме океанических окраин. Особое значение в этом отношении имеет недавно опубликованная сводная монография Э. А. Вангенгейм «Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим)» (1977). Значение этой работы гораздо шире ее названия.

Из этой монографии заимствованы две карты (рис. 1, 2) современных ареалов в пределах СССР наиболее характерных млекопитающих, входящих в состав перигляциальной фауны в плейстоцене (Вангенгейм, 1977, рис. 17), и ареалы тех же родов и видов на той же территории в перигляциальной зоне позднего плейстоцена (там же, рис. 16). Карты составлены автором монографии совместно с В. С. Зажигиным. Из сравнения этих карт делается совершенно ясным биогеографический эффект лесной зоны, отделяющей современную тундровую зону от современной степной.

Существование же современной широкой лесной зоны, в основном состоящей из хвойных лесов как в Евразии, так и в Северной Америке, является функцией сложившихся в голоцене климатических условий, благоприятных для облесения средних и даже относительно высоких широт северного полушария.

Териогеографическая ситуация, сложившаяся во время оледенения в позднем плейстоцене (вюрмского, по западноевропейской номенклатуре), с его континентальным холодным и сухим климатом была иной: лесная зона деградировала и ареалы тундровых и степных млекопитающих непосредственно соприкоснулись или даже частично перекрыли друг друга. Так, южные границы леммингов (Lemmus, Dicrostonyx) и овцебыка (Ovibos) проникали в европейской части СССР и в Западной Сибири на юг до лесостепи в ее современных границах, а песец (Alopex lagopus) проникал дальше на юг, чем лемминги и овцебык, вплоть до побережья Черного моря, где сосуществовал со степной лисицей-корсаком. Овцебык, современный ареал которого охватывает север Гренландии, Канадский архипелаг и отдельные изолированные участки тундровой зоны на севере материковой части Канады, в историческое время занимал всю тундровую зону и северную окраину полосы редкостойных хвойных лесов севера материка Северной Америки. В верхнем плейстоцене ареал овцебыка занимал также весь север Евразии, распространяясь на юг до 55° с. ш. (Вангенгейм, 1977, рис. 9 и 16).

Степные животные также в той или иной степени расширили свои ареалы в северном направлении. Наиболее далеко заходила на север в Восточной Сибири сайга (Saiga tatarica s. l.), почти до северной окраины освободившегося во время оледенения верхнего плейстоцена шельфа материка Евразии (до современных Новосибирских островов). Довольно далеко на север, как показано на этой же карте, сайга проникала и в западную часть бассейна р. Обь. Эта наиболее северная антилопа в верхнем плейстоцене расширила свой ареал в широтном направлении от приатлантической Европы до Аляски.

Рассмотрим распространение степных грызунов, часто развивавшихся в большом обилии на перигляциальных просторах Северной Евразии в позднем плейстоцене. Северные границы пеструшек (Lagurus lagurus и Eolagurus luteus) заходили несколько севернее современных, местами проникая к северу от южных границ ареала того времени леммингов и овцебыка.

Величко (1973) называл обширные перигляциальные пространства суши с многолетнемерзлыми грунтами в высоких и отчасти средних широтах Евразии гиперзоной; последняя была безлесна или содержала в более южных районах небольшие участки с преобладанием светлохвойных или березовых лесов. В пределах этой зоны Вангенгейм (1977 : 140, табл. II) справедливо предлагает выделять три подзоны: северную, переходную и южную; эти подзоны, особенно северная и южная, отличались видовым составом млекопитающих и степенью обилия тех или иных видов. Так, в северной подзоне, занятой в основном тундрами, наиболее часто встречались овцебык и лемминги (Dicrostonyx, Lemmus obensis), а также и северный олень, заходивший гораздо далее на юг, чем предыдущие виды, вплоть до северных окраин южной зоны. Из пяти видов, встречавшихся во всех трех подзонах (мамонт — Mammutus, лошадь — Equus caballus, бизон — Bison priscus, носорог — Coelodonta, сайга — Saiga tatarica), в большом количестве встречались лошадь и мамонт. В переходной подзоне наиболее часто были представлены из видов, общих для всех трех подзон, лошадь, бизон, несколько меньше — мамонт, носорог. Из грызунов, общих с южной подзоной, были часты пеструшки (Lagurus lagurus, Eolagurus luteus); встречалась почти вездесущая в то время сайга. Судя по этим данным, общий характер фауны переходной зоны был главным образом степным, но с заметным участием ныне в основном арктических (тундровых) видов.

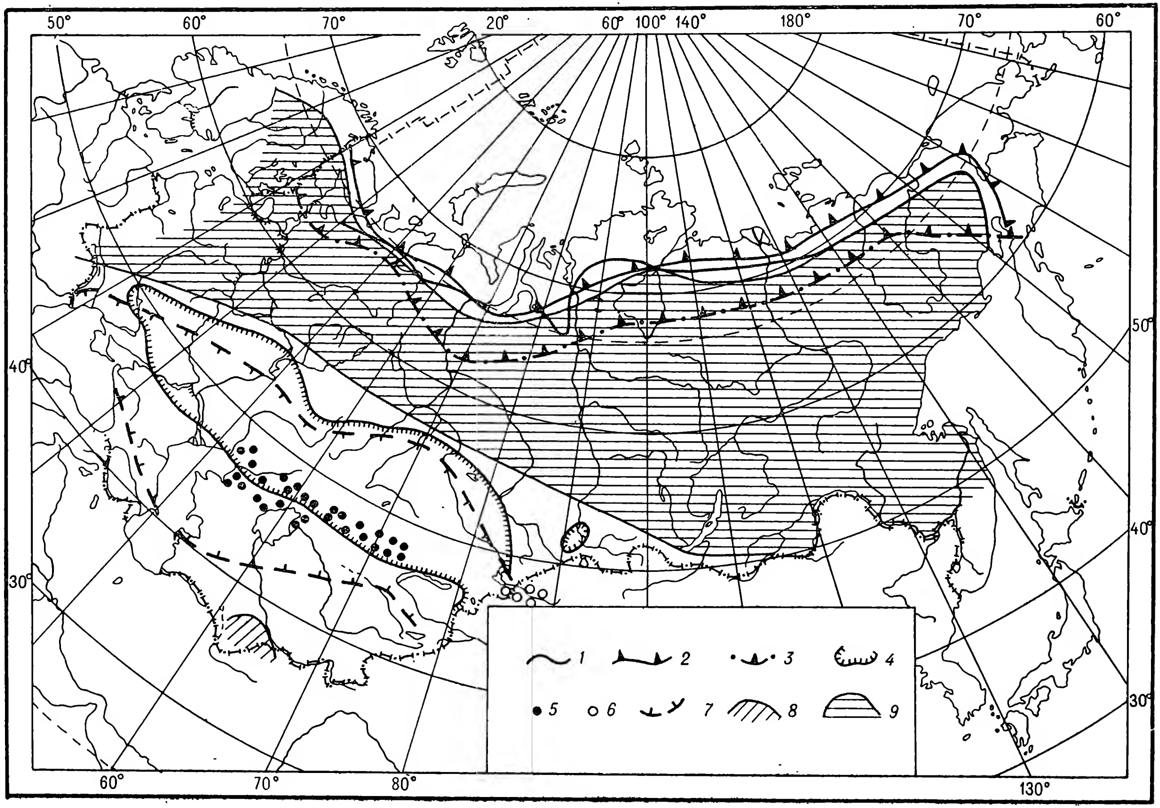


Рис. 1. Современные ареалы некоторых млекопитающих, входивших в состав перигляциальной фауны в плейстоцене. По: Э. А. Вангенгейм (1977, рис. 17).

1 — южная граница ареалов Lemmus, Dicrostonyx; *2* — южная граница летнего обитания Alopex lagopus; *3* — южная граница зимних кочевок Alopex lagopus; *4* — ареал Lagurus lagurus; *5* — ареал Eolagurus luteus в историческое время; *6* — современный ареал Eolagurus luteus; *7* — ареал сайги; *8* — ареал кулана; *9* — лесная зона.

Западная часть ареала сайги, по-видимому, показана для исторического времени.

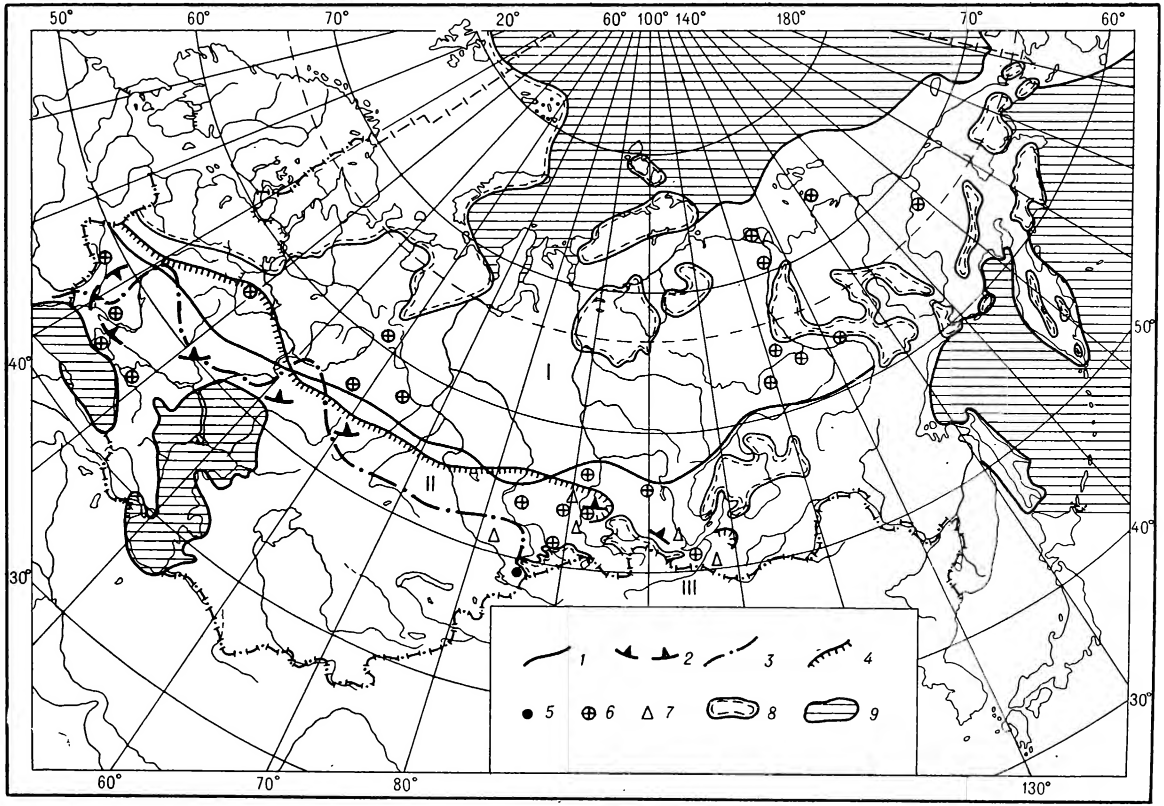


Рис. 2. Ареалы некоторых млекопитающих в пределах перигляциальной зоны позднего плейстоцена. По: Э. А. Вангенгейм (1977, рис. 16) (составлено при участии В. С. Зажигина).

1 — южная граница ареалов Lemmus, Dicrostonyx, Ovibos; *2* — южная граница ареала Alopex lagopus; *3* — северная граница ареала Eolagurus luteus; *4* — северная граница ареала Lagurus lagurus; *5* — единичные находки остатков леммингов; *6* — местонахождения остатков сайги; *7* — местонахождения остатков кулана; *8* — границы ледниковых покровов; *9* — морские бассейны (*8*, *9* — по данным Атласа литолого-палеогеографических карт СССР, т. IV. М., ГУГК, 1967); *I* — северная подзона перигляциальной зоны (тундростепь с участками лесотундры); *II* — переходная подзона (перигляциальная степь); *III* — южная подзона (перигляциальная степь и полупустыня).

В южной подзоне из видов, встречавшихся во всех трех подзонах, наиболее часты Coelodonta и Bison priscus; более редки мамонт, лошадь (E. caballus), сайга; заходил на северную окраину южной подзоны и северный олень. Из видов грызунов, характерных и для средней подзоны и частично заходивших в северную, были упомянутые выше пеструшки. Специфично для южной подзоны нахождение ряда видов с более восточными ареалами, степных, горно-степных и даже пустынностепных: Equus hemionus, Ovis ammon, Lepus tolai, Poephagus baicalensis, Spirocerus, Procarpa, Microtus brandtii. Таким образом, общий характер фауны южной подзоны был типично степной, с весьма небольшим участием ныне арктических видов.

Из вышеизложенного ясно, что на территории обширной перигляциальной гиперзоны в определенных ее частях должны были встречаться смешанные тундрово-степные, или так называемые смешанные фауны. Они наиболее часты на юге северной подзоны, почти на всей территории средней подзоны и на северной окраине южной подзоны. Приведу один пример такой смешанной фауны из сравнительно недавней публикации (Маркова, 1972). Близ Новгород-Северского, на Средней Десне, в брянской почве (формировавшейся в брянский интерстадиал второй половины вюрма) бóльшая часть обнаруженных костей принадлежала степным животным: пеструшке (Lagurus lagurus) и полевкам (Microtus gregalis, Microtus sp.), тушканчику (Alactaga jaculus) и суслику (Citellus sp.); в небольшом количестве были обнаружены кости байбака (Marmota sp.) и типичного тундрового грызуна — копытного лемминга (Dicrostonyx torquatus). Это был биоценоз перигляциальной степи. В настоящее время здесь степей нет; в историческом прошлом господствовали широколиственные леса с преобладанием дуба *Quercus robur* L.

Смешанные фауны, состоящие из представителей степных (виды родов Lagurus, Eolagurus, Alactaga и др.) и тундровых (виды родов Lemmus, Dicrostonyx) известны и для второй половины среднего плейстоцена (Вангенгейм, Равский, 1965; Равский, 1972; Зажигин, 1980).

В последнее время появился еще ряд обзоров по истории териофауны СССР в течение плейстоцена, написанных известными учеными, которые одновременно работают в смежных разделах териологии — таксономии, зоогеографии и палеозоологии млекопитающих (Верещагин, Громов, 1977; Верещагин, 1979).

Н. К. Верещагин (1979) в своей интересной книге о мамонте (1979: 17—19) пишет следующее: «Последняя ледниковая эпоха, наступившая 70—60 тысячелетий тому назад (вюрмская в Европе, а у нас валдайская), оставила неизгладимый след в ландшафте и органическом мире северной половины Евразии. Поздняя мамонтовая фауна сформировалась и процветала на протяжении всей валдайской ледниковой эпохи, то есть на протяжении почти 50 тысячелетий. Условия ее обитания были степными и тундростепными». Эта фауна занимала огромную площадь и частично проникала через сухопутную тогда Берингию в Северную Америку. Общие физико-географические условия северной половины Евразии Верещагин рисует в духе концепции Величко. В состав мамонтовой фауны вюрма в Евразии входили из растениеядных: мамонт (поздний), волосистый носорог, лошади (3—4 вида), кулан, осел, верблюд Кноблоха, северный, благородный и гигантский олени, лось, первобытный тур, як, первобытный бизон, кяхтинский винторог, сайгак, овцебык, заяц беляк, суслики (3—4 вида), сурки (2—3 вида), степная пеструшка, лемминги (2—3 вида), узкочерепная полевка, большой тушканчик; из хищных: лисица, песец, корсак, волк, пещерный медведь (2 вида), степной хорек, росомаха, пещерная гиена, пещерный лев. Из этих животных к началу голоцена полностью вымерли мамонт, волосистый носорог, верблюд Кноблоха, кяхтинский винторог, и пещерные хищники.

В этом списке преобладают скорее степные млекопитающие, а также тундровые, но имеются также и млекопитающие, связанные ныне с лесами или полибиотопные (например волк). Конечно, не все эти виды были распространены повсеместно. На огромных перигляциальных пространствах как по широте, так и по долготе, как правильно указывает Вангенгейм (1977), была выражена зональность, но без лесной зоны, хотя и, возможно, особенно на юге, с островными, преимущественно редкостойными лесами бореального состава. Некоторые звери отличались более узкой региональной приуроченностью, как, например, кяхтинский винторог, як.

О питании основных видов упомянутых выше травоядных интересные соображения высказывает Верещагин (1979). Р. П. Зимина и И. П. Герасимов (1970, 1971), основываясь на палеозоологических данных, пишут о верхнепалеолитической экспансии сурков (Marmota) в Средней Европе. Как уже говорилось выше, остатки сурков входили в состав «смешанной» (тундрово-степной) фауны верхнего палеолита. Согласно этим авторам, расселение сурков «шло с юга и востока на север и запад — из районов южной Евразии (Центральной Азии) до обширных перигляциальных лёссовых равнин и плато на Русской равнине, Германо-Польской и Венгерской низменностей (1971 : 46).

В голоцене леса, быстро захватывающие равнины и низкогорья Средней Европы, вытеснили сурков с этих позиций; сурок — обитатель травяных ценозов — остался только в безлесном высокогорном поясе среднеевропейских гор, в Альпах и др., и сформировал здесь особый вид Marmota marmota.

Нечто подобное случилось, видимо, с эдельвейсом *Leontopodium alpinum* Cass. — широко известным символом высокогорного пояса гор Средней Европы (Альпы, Карпаты), довольно близким к горно-степному, в основном центральноазиатскому (в широком смысле) полиморфному виду *L. ochroleucum* s. l., в целом же род *Leontopodium* в настоящее время преимущественно центральноазиатско-дальневосточный. Вероятно, эдельвейс, как и сурок, был обитателем плейстоценовых степей на пространстве внутренней Азии до Средней Европы. Разница только в том, что близкие виды сурка сохранились в равнинных степях европейской части СССР и Казахстана, а эдельвейса здесь (как и на Кавказе) нет и его основной родовой ареал начинается на Алтае, в горах Джунгарского Алатау, Тянь-Шаня и Памиро-Алая, где также распространены горные виды сурка.

Таким образом, палеозоологи собрали большой фактический материал, подтверждающий непосредственный стык и перекрытие ареалов ныне тундровых и степных животных, преобладание на огромных перигляциальных пространствах с многолетнемерзлыми грунтами, следуя с севера на юг, перигляциальных тундр, тундростепей и степей при отсутствии лесной зоны между тундрами и степями.

Растительность ледниковых эпох плейстоцена по данным палеопалинологов

Имеющиеся в настоящее время сведения о растительном покрове ледниковых эпох плейстоцена, преимущественно позднего, основываются на данных спорово-пыльцевого анализа отложений соответствующего возраста.

Советские палеопалинологи достигли больших успехов в изучении преимущественно лесных ископаемых флор межледниковых эпох и особенно голоцена. Это объясняется тем, что число родов деревьев и кустарников, определяемых по ископаемой пыльце в отложениях плейстоцена и голоцена, сравнительно невелико и определение пыльцы до рода, реже до секции, более или менее достоверно. Гораздо хуже обстоит дело с определением хотя бы до рода пыльцы в отложениях ледниковых эпох, когда преобладали травы, а также полукустарнички и кустарнички. Пыльца этих растений определяется обычно только до семейства. Такой микроскопический объект, как пыльца (а также и споры), должен изучаться в основном с помощью электронного микроскопа, преимущественно сканирующего. Световой микроскоп для этих объектов, видимо, исчерпал свои возможности. Это хорошо видно при сравнении таблиц пыльцы покрытосемянных растений в европейской части СССР в известной работе Л. А. Куприяновой и Л. А. Алешиной (1972, 1978). Опубликованные в ней сравнительно немногочисленные фотографии пыльцы нескольких видов покрытосемянных растений прекрасно передают скульптурный «рельеф» ее поверхности и более информативны, чем изображения тех же объектов, полученные с помощью светового микроскопа. С помощью сканирующего микроскопа, по пыльце, видимо, можно будет определить не только роды, но и, вероятно, подроды, секции и даже виды покрытосемянных. Ведь даже достоверное определение по ископаемой пыльце подродов полыни (*Artemisia* s. l.), особенно ее подрода *Seriphidium*, значило бы больше, чем упоминания о нахождении в тех или иных отложениях пыльцы рода *Artemisia*.

Результаты изучения современных спорово-пыльцевых комплексов можно частично использовать в качестве тестов для определения тех или иных типов растительности прошлого. Подобная работа выполнена для различных зон европейской части СССР и для степей Казахстана (Гричук, 1941; Гричук, Заклинская, 1948), а в последнее время — также для различных подзон степной зоны европейской части СССР (Динесман, 1977). Однако несомненная ценность этих работ снижается их недостаточно высоким геоботаническим уровнем.

Очевидно, необходима более современная организация подобных работ. Они должны проводиться комплексно с участием палинолога, флориста и геоботаника-картографа, последний должен осуществлять крупномасштабное картирование растительности тех участков территории (микрорайонов), на которых изучаются накопления пыльцы разных видов растений на поверхности почвы и мертвого покрова, а также в приповерхностном горизонте почв. Важное значение имеет и определение количества и летучести пыльцы видов растений как ветроопыляемых, так и насекомоопыляемых, и не только деревьев и кустарников, но и трав.

Таким образом, возникает настоятельная необходимость разработки палинотафономии на основе учета современных процессов формирования спорово-пыльцевых комплексов на поверхности почвы.

Следует с сожалением заметить, что некоторыми палеопалинологами делаются попытки различать среди политипных и полиэкотопных семейств (таких, например, как *Polygonaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Asteraceae* и др.) экологические группы семейств: мезофитные, мезоксерофитные и ксерофитные.

Для ледниковых эпох палеопалинологами составлены карты растительности, которые обычно называют «палеогеографическими». Так, для различных фаз последнего вюрмского (валдайского) оледенения такие карты составили В. П. Гричук (1965), а для всей Евразии для того же оледенения, но только его максимума — B. Frenzel (1960), для Сибири и Дальнего Востока — Р. Е. Гитерман и др. (1968). Последними авторами приводятся карты растительности для следующих ледниковых эпох и их отдельных фаз: для самаровского (I и II фазы) и зырянского (I и II фазы) оледенений. На всех этих картах растительности ледниковых эпох показаны в основном открытые ландшафты. При этом наименьшая облесенность территории, охватываемой этими картами, показана для средней максимальной фазы оледенения. Это противоречит установившемуся в последние годы мнению, что максимум континентальности, сухости и холодности климата связан со второй половиной ледниковых эпох, а для последнего оледенения — даже с его конечной фазой.

В периоды почти полного исчезновения лесов на перигляциальных открытых пространствах внеледниковых щитов обычно указывают преобладание тундр или тундроподобных сообществ, на юг или юго-восток от последних — «тундростепь» и перигляциальные степи.

Открытость ландшафтов палинологически определяется отсутствием или ограниченным количеством пыльцы древесных пород по сравнению с пыльцой трав. Древесные породы, существовавшие в этих открытых ландшафтах, представлены преимущественно светлохвойными породами — сосной, лиственницей, а также древовидной березой.

Тундра маркируется спорово-пыльцевыми спектрами без участия пыльцы древесных пород или ее незначительным количеством, имеется заметное количество пыльцы кустарничковых и кустарниковых берез из секций *Nanae* и *Fruticosae*. Кроме того, для этих спектров считается характерным наличие спор нескольких гипоарктических видов плаунов (*Lycopodium* s. l.) и гипоарктических и бореальных видов селягинелл (*Selaginella sibirica* (Milde) Hieron, *S. borealis* (Kaulf.) Rupr., *S. selaginoides* (L.) Link). Обычно в этих же спектрах присутствует также пыльца злаков, осоковых, вересковых и некоторых других семейств двудольных.

Степные ландшафты определяются характерными признаками спектров ископаемой пыльцы: незначительное или небольшое количество пыльцы древесных пород (сосна, лиственница, древовидная береза), обилие пыльцы маревых и полыни, обычно также присутствие некоторого количества пыльцы злаков и ряда семейств двудольных (гречишные, розоцветные, бобовые, сложноцветные и др.).

Тундростепи, как и показывает само название, сочетают признаки пыльцевых спектров тундры и перигляциальных степей (наличие пыльцы карликовых и кустарниковых берез, спор некоторых видов гипоарктических плаунов при обилии пыльцы маревых и полыней). Обилие пыльцы маревых и полыни констатировано в средних широтах Евразии вюрмского (валдайского) оледенения.

Из опубликованных данных по спорово-пыльцевому анализу отложений ледниковых эпох плейстоцена наиболее интересны указания на нахождение пыльцы *Ephedra* sp., *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey., *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonnikov и *Kochia prostrata* (L.) Schrad. в пунктах, расположенных гораздо севернее их современных наиболее северных местонахождений (М. П. Гричук, В. П. Гричук, 1960). Указанные выше два вида маревых в настоящее время заходят наиболее далеко к северу из всех видов маревых, относящихся к той же биоморфе (ксерофитные полукустарнички); эти маревые встречаются как в степях, так и пустынях преимущественно на солонцеватых почвах, солонцах, а также на отложениях разных пород.

Помимо видов растений — выходцев из Сибири и Северной Монголии, в Европе в конце позднего плейстоцена появился ряд мигрантов из Средиземноморья.

Для Западной Европы палеонтологи (Firbas, 1949) также доказали для конца последней ледниковой эпохи и самого начала голоцена (пребореальной фазы последнего) преобладание открытых ландшафтов; имевшиеся небольшие участки лесов состояли главным образом из сосны и березы. Это было время продвижения на север «гелиофитов» — преимущественно видов *Helianthemum* и эфедры (здесь, вероятно *Ephedra distachya* L.). По-видимому, виды *Helianthemum* в Средней и Северной Европе являются реликтами конца вюрма. В Скандинавии известно несколько видов этого рода: более широко распространенный *H. nummularium* (L.) Dunal и приуроченные на севере Европы к известнякам о. Эланд в Балтийском море *H. canum* (L.) Baung. (вид, близкий к нашему меловому эндемику юга Среднерусской возвышенности *H. cretaceum* (Rupr.) Juz.), *H. italicum* (L.) Pers. ssp. *rupifragum* (Kepn.) Beck., а также *Fumana procumbens* (Dunal) Gren. et Godr. (Hultén, 1950, карты 1240—1244).

Флористический состав перигляциальных степей

Таким образом, приведенные выше палеопалинологические и особенно палеозоологические данные свидетельствуют о том, что во вторую половину позднего плейстоцена (вторая половина вюрма) на большей территории внетропической Евразии господствовали открытые ландшафты, вероятно, с участками небольших лесов из сосны, лиственницы и древовидной березы. При этом на севере Евразии, особенно на лишенном морских вод шельфе, господствовала тундра, а на юге в пределах современных лесостепи и степи и несколько севернее — перигляциальные степи.

Каков был состав перигляциальных степей? Палеопалинология не дает по этому вопросу почти никаких данных. Преобладание в отложениях второй половины вюрма пыльцы полыни и маревых скорее говорит о хорошей сохранности этой пыльцы в отложениях верхнего плейстоцена, чем об их преобладании в растительном покрове. Поэтому для суждения о составе перигляциальных степей приходится обращаться к современным ботанико-географическим данным. По этим данным, в островных степях, приуроченных преимущественно к области распространения многолетнемерзлых грунтов, — в Центральной Якутии, в верхнем течении рек Яны, Индигирки и Колымы и отчасти на надлуговых террасах последних, а также на южных склонах в Арктике (Чукотка), господствуют степные, преимущественно дерновинные злаки и осоки — *Festuca lenensis* Drob., в более редких случаях — *Koeleria cristata* (L.) Pers. (в Арктике отсутствует), иногда *Carex pediformis* C. A. Mey., корневищная *C. duriuscula* C. A. Mey., с большим или меньшим участием *Helictotrichon krylovii* (Pavl.) Henrard и *Agropyron cristatum* (L. Beauv.) (в Арктике отсутствует). *Stipa krylovii* Roshev. распространен на северо-восток до верховьев Яны с участием большего или меньшего количества видов двудольных (разнотравья) (Караваев, 1958; Скрябин, 1964; Караваев, Скрябин, 1971; Юрцев, 1974). К числу господствующих видов евразиатских перигляциальных степей относились, возможно, типчаки, близкие к современным *Festuca lenensis* s. l. и *F. valesiaca* s. l. Из ковылей в составе перигляциальных степей, во всяком случае более южных, были, вероятно, более или менее обильны тырсовидные. В настоящее время центральноазиатская степная подобласть, т. е. лесостепь и степь Монголии и соседнего Забайкалья, является территорией наибольшего разнообразия тырсовидных ковылей; здесь произрастают пять видов этих степных дерновинных злаков: *Stipa krylovii*, *S. baicalensis* Roshev., *S. grandis* P. Smirn., *S. capillata* L. и *S. sareptana* A. Becker, последний только на западе Монголии. Из этих видов наиболее распространен *S. capillata* — от Атлантической Европы до западной части Монголии, Прибайкалья и Центральной Якутии; возможно, он входил и в состав перигляциальных степей, так как самая восточная часть его ареала и в настоящее время связана с широким распространением многолетнемерзлых грунтов. Вероятно, и *S. sareptana*, самый полиморфный из всех упомянутых ковылей, также продвинулся на запад в конце плейстоцена. Из остальных видов, приуроченных в основном к северной части Центральной Азии и южной части Восточной Сибири, только *S. krylovii* распространился далеко на север, до Центральной Якутии, а на юг — до северных окраин Тибета.

Как и в настоящее время, в состав перигляциальных степей конца плейстоцена входила ныне голарктическая *Koeleria cristata* s. l. Змеевка растопыренная *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng — один из ныне доминирующих злаков в составе дерновиннозлаковых (сухих и разнотравно-дерновинно-злаковых) степей Монголии — в позднем плейстоцене, вероятно, распространилась далеко на запад (до Днепра), преимущественно по супесчаным почвам. Также в это время по мелкоземисто-щебнистым и щебнистым почвам распространились *Helictotrichon desertorum* s. l. и дерновинная осока *Carex pediformis*. Первый вид многие авторы (Gajewsky, 1934; Лавренко, 1938; Крашенинников, 1939, и др.) относили к реликтам перигляциальных (субарктических) степей. На Алтае и в прилегающих регионах произрастает особый подвид *Helictotrichon desertorum* ssp. *altaicum* (Tzvel.) Tzvel. Далее к западу номинальный подвид довольно широко распространен в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике, на Южном Урале, в Зауралье и Предуралье, затем после некоторого перерыва — на восточном склоне Приволжской и Среднерусской возвышенностей и снова после перерыва — на Волыно-Подольской возвышенности и, наконец, на низкогорьях в Чехословакии на мелкоземисто-щебнистых почвах этот вид часто образует сообщества, где он доминирует.

Carex pediformis C. A. Mey. (включая *C. aneorocarpa* V. Krecz.) широко распространена в горно-степной Монголии на мелкоземисто-щебнистых и щебнистых почвах. В подобных же условиях она отмечена для Забайкалья и других районов Восточной Сибири, вплоть до Центральной Якутии и бассейнов рек Яны, Индигирки и Колымы. Встречается этот вид также на южных степных склонах Чукотки вместе с другими степными растениями (*Helictotrichon krylovii*, *Carex duriuscula* C. A. Mey. и др. — Юрцев, 1974). Далее к западу он отмечен в Южной части Западной Сибири, в Северном Казахстане (изолированные местонахождения на юге степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника), горах Урала (преимущественно Южного), лесостепи Высокого Заволжья. После перерыва появляется на мелкоземисто-щебнистых и щебнистых склонах Среднерусской возвышенности, затем — в районе Львова и в Польше.[1] Ареал этой осоки чрезвычайно характерен для реликтовых видов перигляциальных степей.

Как было уже упомянуто выше, известный украинский ботаник Ю. Д. Клеопов (1941) опубликовал работу о формации Cariceta humilis, в которой она рассматривается как одна из основных в составе перигляциальных степей, так как с ней связано большинство фитоценозов. *Carex humilis* Leyss. (включая *C. buscheorum* V. Krecz.) обладает очень обширным ареалом, основная часть которого находится в Европе. В Средней Европе встречается спорадически, иногда доминирует. В Восточной Европе часто доминирует на обнажениях карбонатных пород Волыно-Подольской и Среднерусской возвышенностей и местами на прилегающих пониженных равнинах — Левобережноднепровской и Окско-Донской. Изолированно он отмечен на яйлах Крыма, а также на Северном Кавказе и в Закавказье. Далее на восток этот вид отсутствует на обширных пространствах Приволжской возвышенности, в Заволжье, юге Западной Сибири и в Казахстане. Снова появляется в предгорной лесостепи западной окраины Алтая, а также Кузнецкого Алатау. Изолированное местонахождение его обнаружено в юго-восточной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника в горах Куу (Карамышева, Рачковская, 1973).

Автор этих строк полагает, что перигляциальные степи были дерновиннозлаковыми, на основании следующих соображений: 1) и в настоящее время в Восточной Сибири и на севере Монголии степи в районах с многолетнемерзлыми грунтами являются (по преобладающей биоморфе) дерновиннозлаковыми или дерновинноосоковыми; 2) грызуны (полевки, серая и желтая пеструшки, большой тушканчик, сурок байбак), находимые в отложениях верхнего плейстоцена, те же, что живущие и в современных степях. Их основным кормом являются преимущественно степные дерновинные злаки.

Следует отметить, что почти все указанные выше дерновинные злаки и осоки — доминанты перигляциальных степей позднего плейстоцена — в настоящее время встречаются в Восточной Сибири и Северной Монголии в районах с широким распространением многолетнемерзлых грунтов. В Монголии состав перигляциальных степей был, вероятно, весьма близок к современному. Состав териофауны конца плейстоцена на юге Восточной Сибири и в соседней Монголии также был очень близок к существующему в настоящее время.

Впрочем возможно, что проникновение части из указанных видов в Европу (например, *Helictotrichon desertorum*), а также некоторых горных видов явно степного происхождения (например, *Leontopodium alpi-*

---

[1] Известный польский ботаник Ян Корнась во время экскурсии (в которой участвовал автор) показал сообщества из Carex pediformis на южных склонах Ойцовской долины в районе г. Кракова.

num L., *Aster alpinus* L. и др.) произошло еще в конце среднего плейстоцена (во время «великого оледенения»).

Предложенная гипотеза о составе доминантов — дерновинных злаков и осок — перигляциальных степей последнего оледенения, основана на косвенных данных. К сожалению, палеоботаники бессильны пока дать достаточно обоснованные материалы для суждения по этому вопросу.

В современных степях Восточной Европы, Юго-Западной Сибири и Северного Казахстана хотя и встречаются вышеупомянутые виды злаков и осок, считающиеся реликтами перигляциальных степей, однако очень большую (часто основную) роль играют перистые ковыли. Возникает вопрос о времени их проникновения в современную степную зону. Очевидно, они продвигались на север по мере потепления климата и оттаивания многолетнемерзлых грунтов еще в начальной фазе голоцена, т. е. в пребореале. Продвигались они из предгорий и низкогорий Южной Европы, Крыма, Кавказа и гор Средней Азии. По-видимому, первыми были менее термофильные виды — *Stipa pennata* L., *S. tirsa* Stev. (S. *stenophylla* Czern.).

Кроме преобладающих степных сообществ, в полосе перигляциальных степей существовали и иные типы растительности — сосновые, лиственничные и березовые леса, заросли кустарников, а также луга, болота в долинах рек и ручьев. В составе зарослей кустарников, судя по палео- и палеопалинологическим данным (см., например, работу Величко и др., 1977), могли быть и некоторые гипоарктические виды, например *Betula nana* L.

Очевидно, в будущем наши знания о растительности перигляциальных степей, несомненно существовавших, как это прекрасно показано палеотериологами, видимо, будут зависеть от дальнейших успехов детального морфологического изучения пыльцы травянистых растений, в первую очередь злаков.

ЛИТЕРАТУРА

Вангенгейм Э. А. (1977). Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). М., Наука. — Вангенгейм Э. А., Равский Э. И. (1965). О внутриконтинентальном типе природной зональности и четвертичном периоде (антропогене). В кн.: Проблемы стратиграфии кайнозоя. — Величко А. А. (1973). Природный процесс в плейстоцене. М., Наука. — Величко А. А., Грекова А. В., Губонина З. П. (1977). Среда обитания первобытного человека Тимоновских стоянок. М., Наука. — Верещагин Н. К. (1979). Почему вымерли мамонты. Л., Наука. — Верещагин Н. К., Громов И. М. (1977). Формирование териофауны СССР в четвертичном периоде. Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М., Наука. — Герасимов И. П., Марков К. К. (1939). Ледниковый период на территории СССР. Тр. Инст. географии АН СССР, 33. — Гитерман Р. Е., Голубева Л. В., Заклинская Е. Д., Коренева Е. В., Матвеева О. В., Скиба Л. А. (1968). Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропогене. М., Наука. — Городков Б. Н. (1939). Есть ли родство между растительностью степей и тундр? Сов. бот., 6—7. — Гричук В. П. (1941). Опыт характеристики состава пыльцы в современных отложениях различных растительных зон европейской части СССР. Пробл. физ. географии, 11. — Гричук В. П. (1965). Палеогеография Северной Европы в позднем плейстоцене. В кн.: Последний европейский ледниковый покров. М., Наука. — Гричук В. П. (1972). Результаты палеоботанического изучения лёссов Украины и юга Среднерусской возвышенности. В кн.: Лёссы, погребенные почвы и криогенные явления на Русской равнине. М., Наука. — Гричук В. П., Заклинская Е. Д. (1948). Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М., Географиз. — Гричук М. П., Гричук В. П. (1960). О приледниковой растительности на территории СССР. В кн.: Перигляциальные явления на территории СССР. М., Изд. МГУ. — Динесман Л. Г. (1977). Биогеоценозы степей в голоцене. М., Наука. — Зажигин В. С. (1980). Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М., Наука. — Зимина Р. П., Герасимов И. П. (1970). Сурки (Marmota) как типичные обитатели перигляциальной зоны ледникового периода. Изв. АН СССР, сер. геогр., 4. — Зимина Р. П., Герасимов И. П. (1971). Перигляциальная экспансия сурков (Marmota) в Средней Европе в течение верхнего плейстоцена. Бюл. МОИП, отд. биол., 76, 1. — Каравaев М. Н. (1958). Фрагменты реликтовых степей с *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Henrard в Якутии. Бот. ж., 43, 4. — Караваев М. Н., Скрябин С. З. (1971). Овсецовые степи с *Helictotrichon krylovii* (Pavl.) Henrard на крайнем северо-востоке Сибири. Бот. ж., 56, 10. — Карамышева З. В., Рачковская Е. И. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., Наука. — Клеопов Ю. Д. (1941). Перигляциальные степи европейской части СССР. Тр. Наук.-дослід. інс. бот., 4. — Крашенинников И. М. (1937). Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. Сов. бот., 4. — Крашенинников И. М. (1939). Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. бот., 6—7. — Куприянова Л. А., Алешина Л. А. (1972, 1978). Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР, I, II. Л., Наука. — Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. Растительность СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Марков К. К., Величко А. А. (1967). Четвертичный период. III. Материки и океаны. М., Недра. — Маркова А. К. (1972). Предварительное сообщение о находке остатков грызунов в брянской почве. В кн.: Лёссы, погребенные почвы и криогенные явления на Русской равнине. М., Наука. — Равский Э. И. (1972). Осадконакопления и климат внутренней Азии в антропогене. М., Наука. — Скрябин С. З. (1964). Фрагменты тонконоговой степи в среднем течении р. Индигирки. Бот. ж., 49, 7. — Флеров К. К. (1979). О перестройке териофауны северного полушария в плейстоцене. ДАН СССР, 246, 4.— Юрцев Б. А. (1974). Степные сообщества чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь». Бот. ж., 59, 4. — Arambourg C. (1962). Les faunes mammalogiques du pleistocene circummediterraneen. Quaternaria, 6, Roma. — Gajewsky W. (1934). Avenetum desertorum, monographycal study. Bul. l'Acad. Polon. Sci. Lett. Cl. Sc. mathèm. et natur., ser. B., Sc. natur. (1). — Hultén E. (1950). Atlas över växternas utberdning i Norden, Stockholm. — Firbas S. (1949). Spät und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Bd. 1. Jena. — Frenzel B. (1960). Die Vegetations- und Landschaftszonen Nord-Eurasiens während der letzten Eiszeit und während der postglazialen Wärmezeit. II. Mainz (Akademie der Wissensch. u. Literatur). Abhandl. Mathem.-naturwiss. Klasse, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 VII 1980.

SUMMARY

Palaeogeographical conditions of periglacial steppes that occupied the vast areas at the middle latitude of Eurasia in the Valdai glacial epoch of the late Pleistocene have been described.

The essential evidence of existing of such type of steppe vegetation have been obtained due to palaeoteriological studies. Coniferous and broad-leaved forests could not exist at that time because of severe conditions. They have been replaced by periglacial tundras and steppes, which has been confirmed by palaeopalynological data. But it is impossible to give a precise picture of the generic and specific composition of these vegetational types on the basis of these data. In author's opinion, the periglacial steppes, like modern ones, consisted of firm-bunch grasses and sedges, their structure and composition being similar to relict steppe communities of Central Jakutia and upper reaches of Jana, Indigirka, and Kolyma rivers.

УДК 582 : 582.89 (575)

М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков, А. Т. Терехин, Г. Н. Девяткова

РАЗГРАНИЧЕНИЕ РОДОВ ГЕОФИЛЬНЫХ ЗОНТИЧНЫХ СРЕДНЕЙ АЗИИ С ПОМОЩЬЮ МЕТОДОВ МНОГОМЕРНОЙ СТАТИСТИКИ

M.G. PIMENOV, E.V. KLUYKOV, A.T. TERIOKHIN, G.N. DEVIATKOVA. THE DELIMITATION OF THE GENERA OF THE GEOPHILIC *UMBELLIFERAE* OF THE MIDDLE ASIA BY THE METHODS OF MULTIVARIATE STATISTICS

Роды *Elaeosticta*, *Muretia*, *Galagania*, *Bunium* и *Hymenolyma* представляют собой группу трудно разграничиваемых таксонов. Для их разделения, а также для выявления внутриродовых групп в роде *Elaeosticta* применены два метода многомерной статистики — кластерный анализ и анализ главных компонент. Виды описаны по 33 двоичным признакам. *Muretia* отнесена к *Elaeosticta*, остальные роды признаны самостоятельными; выявлены их диагностические признаки, составлен ключ для определения. Предложена новая классификация видов рода *Elaeosticta*, в которой выделены 3 секции и 7 подсекций.

Постановка задачи

В условиях своеобразного по сезонной ритмике климата Древнего Средиземья сформировалась оригинальная и многочисленная по числу видов жизненная форма эфемероида (Коровин, 1934, 1961, 1962; Закржевский, Коровин, 1935; Невский, 1937; Коровин, Тиверовская, 1947; Овчинников, 1971; Хохряков, 1975). В сем. *Umbelliferae* она реализуется различными путями, среди которых одним из самых интересных является путь возникновения поли- и монокарпических геоэфемероидов с клубневидно утолщенными гипокотилем и базальной частью корня. Такая жизненная форма наблюдается в роде *Chaerophyllum* L. (*Ch. prescottii* DC., *Ch. bulbosum* L., *Ch. crinitum* Boiss. и др.) наряду с корневищными и стержнекорневыми видами, но обычно она свойственна всему роду целиком (*Krasnovia* M. Pop., *Elaeosticta* Fenzl, *Bunium* L., *Muretia* Boiss., *Korovinia* Nevski et Vved., *Oedibasis* K.-Pol., *Mogoltavia* Korov., *Albertia* Regel et Schmalh., *Seselopsis* Schischk., *Astomatopsis* Korov., *Hymenolyma* Korov. или в какой-то степени *Korshinskya* Lipsky, *Paulia* Korov. и *Hyalolaena* Bunge).

В ряде случаев несомненно конвергентное или параллельное возникновение рассматриваемой жизненной формы в разных по происхождению линиях развития *Umbelliferae* (например, *Albertia*, *Elaeosticta*, *Astomatopsis*). Наиболее сложный в таксономическом отношении вопрос, связанный с группой геофильных зонтичных Средней Азии, возникает при установлении родственных связей и разграничений между родами, относимыми к трибе *Apieae* (*Ammineae*), а именно *Muretia*, *Galagania* Lipsky, *Elaeosticta*, *Bunium* и *Hymenolyma*. К ним примыкает группа геофильных плоскоплодных зонтичных (*Oedibasis*, *Mogoltavia*, *Korovinia*), формально относимых к трибе *Peucedaneae*. Эти таксоны, не сводимые ни к одному из перечисленных выше родов, хотя и близкие к группе в целом, нами в данной работе не рассматриваются, так как они были предметом специального исследования.

Возникает вопрос, является ли явное внешнее сходство видов родов *Muretia*, *Elaeosticta*, *Galagania*, *Bunium* и *Hymenolyma* только следствием развития этой группы в условиях прогрессирующей аридизации климата Древнего Средиземья или оно отражает также и единство их происхождения, а потому проявляется в общности других, неадаптивных к сезонной ритмике признаков? С другой стороны, необходимо уточнить таксономические различия между указанными родами. Надо отметить, что подобная довольно сложная задача существует и для зонтичных — геофитов западного Средиземноморья, что с очевидностью следует из работы L. Engstrand (1973), посвященной разграничению родов *Bunium*, *Conopodium* Koch и *Geocaryum* Coss.

Мы надеемся, что привлечение для решения этих задач широкого круга признаков не только внешней морфологии, но и анатомии, в том числе карпологической, а также цитологии (Клюйков, 1978) поможет представить более объективно картину дифференциации этих таксонов как основу для понимания их филогении, а также уточнить разграничительные признаки. Расширение базовой для таксономии исходной информации, как и само расширение круга сравниваемых таксонов, предопределяют перспективность применения методов многомерной статистики для решения поставленных задач.

Эти задачи можно сформулировать так:

1) выявление таксономических границ и диагностических признаков в рассматриваемой группе геофильных зонтичных;

2) классификация видов рода *Elaeosticta* в сравнении с видами родов *Muretia*, *Hymenolyma* и некоторыми видами рода *Bunium* из Средней Азии.

Таксономические признаки

Мы провели отбор таксономических признаков видов родов *Elaeosticta*, *Muretia*, *Galagania*, *Bunium* и *Hymenolyma* таким образом, что в приводимый ниже список (табл. 1) вошли все признаки, по которым хотя бы один из рассматриваемых видов отличается от какого-либо другого. Мы старались привлечь при этом все доступные источники информации — внешнюю морфологию, анатомию плода и вегетативных органов, особенности строения цветка, соцветия, проростков, цитологические и экоморфологические данные; однако признаки, варьирующие в пределах вида, мы в этот список не включали. Признаки представлены в альтернативной форме (1 и 0 для противоположных состояний).

Объекты исследования и их описание

Поскольку основной задачей работы было выяснение таксономических границ и внутренней структуры *Elaeosticta*, самого крупного по числу видов рода геофильных зонтичных в Средней Азии, постольку виды этого рода даны в нашем исследовании наиболее полно (не только все виды флоры СССР, но и другие таксоны, по которым удалось составить достаточно полные описания). Род *Muretia* представлен в работе пятью видами, род *Hymenolyma* — полностью (2 вида). Что же касается рода *Bunium*, который в районах Древнего Средиземья имеет многочисленные, еще недостаточно изученные виды, то из них нами были отобраны лишь некоторые (тип рода и наиболее контрастные среднеазиатские виды). В данной работе не ставилась задача таксономического исследования отношений видов в роде *Bunium*, поэтому мы полагаем, что такой отбор объектов достаточен, чтобы сопоставить вариабельность в пределах *Elaeosticta* с родовыми различиями близких к нему таксонов, а следовательно, описать внутриродовую структуру *Elaeosticta* в том же «масштабе», в каком проводится разграничение родов геофильных зонтичных Средней Азии. Таким образом, всего нами в работу было включено 29 объектов, относимых, согласно обработке зонтичных во «Флоре СССР», к 4 родам — *Scaligeria* DC., *Mu-*

ТАБЛИЦА 1

Признаки, использованные для систематического анализа видов родов *Elaeosticta*, *Muretia*, *Galagania*, *Bunium* и *Hymenolyma*

№ признака	1	0
1	Семядоля 1	Семядолей 2
2	Утолщенная часть корня и гипокотиля цилиндрическая	Утолщенная часть корня и гипокотиля клубневидная
3	Клубень глубоко погруженный, стебель в основании утоньшенный	Утолщенная часть корня и гипокотиля поверхностная, стебель в основании не утоньшенный
4	Центральный зонтик не развит, ветви третьего порядка многочисленные, укороченные	Центральный зонтик развит, ветви третьего порядка удлиненные, немногочисленные
5	Листья жесткие	Листья мягкие
6	Конечные доли листьев линейные или нитевидные	Конечные доли прикорневых листьев яйцевидные или ланцетные
7	Рахисы и черешочки сегментов листьев преломленные	Рахисы и черешочки сегментов листьев не преломленные
8	Влагалища стеблевых листьев расширены	Влагалища стеблевых листьев не расширены
9	Черешки листьев покрыты шипиками	Черешки листьев голые
10	Верхушечный лист в виде влагалища	Верхушечный лист с развитой сидячей пластинкой
11	Листочки обертки после цветения вниз отогнутые	Листочки обертки после цветения вниз не отогнутые
12	Листочки оберточки почти целиком белопленчатые	Листочки оберточки буроватые или травянистые, по краю с узкой белой каймой
13	Листочки оберточки крупные, превышают цветки	Листочки оберточки короче (обычно в 1.5 раза и более) цветоножек
14	Лепестки белые	Лепестки желтые
15	Лепестки с загнутой внутрь верхушкой	Верхушка лепестка внутрь не загнута
16	Лепестки во время цветения вниз отогнутые	Лепестки во время цветения горизонтальные
17	Лепестки с несколькими секреторными канальцами	Лепестки с одним секреторным канальцем
18	Мерикарпии покрыты сосочками	Мерикарпии голые
19	Плоды расширены в верхней части	Плоды не расширены в верхней части
20	Плоды уплощенные, сжатые со спинки	Плоды не сжаты со спинки
21	Мерикарпии в очертании со спинки ланцетные или продолговатые	Мерикарпии в очертании со спинки овальные или яйцевидные
22	Стилодии отогнуты на спинную сторону	Стилодии прямые, не отогнутые на спинную сторону
23	Ребра выражены, обычно несколько выступающие	Ребра не заметные, а если выражены, то не выступающие
24	Краевые ребра расширены	Краевые ребра не расширены
25	Спайка широкая	Спайка узкая
26	Экзокарп из крупных (значительно крупнее мезокарпических) клеток	Клетки экзокарпа не крупнее мезокарпических или значительно мельче
27	Секреторные канальцы в ложбинке одиночные	Секреторные канальцы в ложбинке многочисленные
28	Фуникулус в виде сравнительно неширокой глубокой борозды, достигающей не менее $^1/_3$ диаметра семени	Фуникулус в виде широкой неглубокой выемки или почти плоский
29	Поликарпик	Монокарпик
30	$2n=22$	2n иное
31	$2n=20$	2n иное
32	$2n=16$	2n иное
33	Стебель в узлах сильно вздутый	Стебель в узлах не вздутый

ТАБЛИЦА 2

Распределение состояний (1 или 0) признаков у видов родов *Elaeosticta*, «*Muretia*», *Galagania*, *Bunium*, *Hymenolyma*

№ п./п.	Виды	Порядковые номера признаков																																
		по табл. 1																																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
		после исключения полностью коррелированных признаков																																
		1	2		3		4		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		17	18		19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
1	*Elaeosticta alaica* (Lipsky) n.[1]	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
2	*E. allioides* (Regel et Schmalh.) n.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
3	*E. bucharica* [2] (Korov.) n.	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
4	*E. chitralica* (Hiroe) n.	Н[3]	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	Н	Н	Н	0
5	*E. conica* Korov.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
6	*E. ferganensis* (Lipsky) n.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
7	*E. glaucescens* (DC.) Boiss.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
8	*E. hirtula* [4] (Regel et Schmalh.) n.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0
9	*E. knorringiana* (Korov.) Korov.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
10	*E. korovinii* (Bobr.) n.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
11	*E. lutea* (Hoffm.) n.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
12	*E. nodosa* (Boiss.) Boiss.	Н	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	Н	Н	Н	1
13	*E. platyphylla* (Korov.) n.	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
14	*E. polycarpa* (Korov.) n.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
15	*E. samarkandica* (Korov.) n.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
16	*E. transitoria* [5] (Korov.) n.	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
17	*E. tschimganica* (Korov.) n.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
18	*E. ugamica* (Korov.) Korov.	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
19	*E. vvedenskyi* (R. Kam.) n.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
20	*Galagania fragrantissima* Lipsky	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
21	*G. gracilis* (R. Kam. et M. Pimen.) R. Kam. et M. Pimen.	Н	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
22	*Bunium bulbocastanum* L.	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
23	*B. setaceum* (Schrenk) H. Wolff	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0

retia, *Bunium* и *Hymenolyta*, таксономия которых нами была ранее частично пересмотрена (Клюйков и др., 1976, 1977, 1978; Камелин, Пименов, 1978).

Список исследованных видов и их описание по 33 двоичным признакам приведены в табл. 2.

Методика обработки данных

В данной работе были использованы два метода многомерной статистики — агломеративно-иерархический кластерный анализ (метод «средней связи») и метод главных компонент (см. например, Sokal, Sneath, 1963; Benzecri, 1973; Терехин, 1978). Они предназначены для анализа структуры многомерных данных, т. е. таких данных, когда каждый из исследуемых объектов описывается одним и тем же набором признаков. Именно такого рода данные приведены в табл. 2. В общем случае многомерные данные представляются в виде таблицы (матрицы)

$$X = \begin{pmatrix} x_{11} & x_{12} & \dots & x_{1m} \\ x_{21} & x_{22} & \dots & x_{2m} \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ x_{n1} & x_{n2} & \dots & x_{nm} \end{pmatrix},$$

имеющей n строк и m столбцов. Строки таблицы соответствуют объектам, а столбцы — признакам.

Удобно интерпретировать объекты как точки в пространстве m измерений. В этом случае каждая строка рассматривается как список значений координат данной точки-объекта на m координатных осях m-мерного пространства. В случае двух измерений легко изобразить расположение точек графически. Несколько труднее, но возможно это

Таблица 2 (*продолжение*)

№ п./п.	Виды	Порядковые номера признаков																																
		по табл. 1																																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
		после исключения полностью коррелированных признаков																																
		1	2		3		4		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		17	18		19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
24	*B. persicum* [6] (Boiss.) B. Fedtsch.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
25	*B. capusii* (Franch.) Korov.	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0
26	*B. vaginatum* Korov.	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
27	*Hymenolyma trichophyllum* (Schrenk) Korov.	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
28	*H. bupleuroides* (Schrenk) Korov.	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
29	*Muretia oeroilanica* [7] Korov.	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0

[1] n. — Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov.
[2] Также и у *E. meifolia* Fenzl.
[3] Н — состояние признаков у данного вида неизвестно.
[4] Также и у *E. aitchisonii* (H. Wolff) n. и *E. transcaspica* (Korov.) n.
[5] Также и у *E. seravschanica* Kljuykov et M. Pimen.
[6] 2n = 14.
[7] Также и у «*Muretia*» *transcaspica* Korov.

сделать для трех измерений. Однако расположение точек в пространстве четырех и более измерений мы не способны даже представить. Тем не менее пространства с более высоким числом измерений обладают свойствами, аналогичными свойствам двух- и трехмерного пространства. В частности, можно определить расстояние между двумя любыми точками в пространстве размерности m с помощью формулы, аналогичной обычной формуле вычисления расстояния, а именно расстояние между объектами i и k, описываемыми строками i и k матрицы X, вычисляется по формуле

$$d_{ik} = \sqrt{(x_{i1} - x_{k1})^2 + (x_{i2} - x_{k2})^2 + \ldots + (x_{im} - x_{km})^2},$$

т. е. как квадратный корень из суммы квадратов разностей координат этих объектов по всем координатным осям.

Вычислив расстояния между всеми парами объектов, мы получим матрицу из n строк и n столбцов, содержащую все такие расстояния

$$D = \begin{pmatrix} d_{11} & d_{12} & \ldots & d_{1n} \\ d_{21} & d_{22} & \ldots & d_{2n} \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ d_{n1} & d_{n2} & \ldots & d_{nn} \end{pmatrix}.$$

Элементы, стоящие на главной диагонали $d_{11}, d_{22}, \ldots d_{nn}$, очевидно, равны нулю, поскольку они задают расстояние от каждого объекта до самого себя, а элементы, симметричные относительно главной диагонали, равны между собой.

Матрица D содержит информацию о различиях между объектами. Можно также построить матрицу, дающую представление о взаимных связях между признаками. Это матрица взаимных корреляций между всеми парами признаков, состоящая из m строк и m столбцов,

$$R = \begin{pmatrix} r_{11} & r_{12} & \ldots & r_{1m} \\ r_{21} & r_{22} & \ldots & r_{2m} \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ r_{m1} & r_{m2} & \ldots & r_{mm} \end{pmatrix}.$$

Рассмотрим теперь подробнее упомянутые выше методы.

Кластерный анализ имеет целью разделение исследуемых объектов на однородные в некотором смысле группы на основе значений признаков этих объектов. Мы будем рассматривать не просто кластерный анализ, а иерархический кластерный анализ, дающий иерархию группировок, различающихся степенью дробности.

В работе был использован так называемый агломеративно-иерархический метод кластерного анализа, состоящий в последовательном объединении объектов во все более и более крупные группы (кластеры).

Более точно процесс построения иерархической классификации с помощью этого алгоритма можно описать следующим образом. Вначале каждый объект считается отдельным кластером. Далее на каждом шаге работы алгоритма происходит объединение двух самых близких кластеров в один, т. е. производится всего $n-1$ шагов. Степень близости между кластерами, состоящими из одного элемента, определяется по матрице D. Если же образуется новый кластер $i+j$ из кластеров i и j, содержащих соответственно n_i и n_j объектов, то расстояние до этого кластера от любого другого кластера k определяется как среднее взвешенное из расстояний от k до i и j

$$d_{k,\,i+j} = \frac{n_i}{n_i + n_j} d_{ki} + \frac{n_j}{n_i + n_j} d_{kj}.$$

Каждому шагу i алгоритма соответствует определенное расстояние d_i между объединяющимися кластерами. Относительные величины этих расстояний задают уровень расположения узлов дендрограммы. Резкое увеличение d_i на некотором шаге указывает на четкое различие между соответствующими кластерами. В данной работе признаки принимали значения только 0 или 1, поэтому евклидово расстояние определяется просто числом несовпадающих признаков у двух объектов, между которыми вычисляется расстояние.

Метод главных компонент служит для представления точек-объектов в пространстве размерности k, более низкой, чем размерность исходного пространства m. В частности, если $k=2$, то можно представить точки на плоскости и произвести их визуальную классификацию. Следует, однако, иметь в виду, что такая классификация не будет точной, поскольку, как правило, двумерное представление не дает возможности полностью отразить многомерную классификацию.

Главные компоненты — это новые переменные, являющиеся линейными комбинациями исходных переменных

$$\begin{aligned} v_1 &= a_{11}x_1 + a_{12}x_2 + \ldots + a_{1m}x_m, \\ v_2 &= a_{21}x_1 + a_{22}x_2 + \ldots + a_{2m}x_m, \\ &\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \\ v_m &= a_{m1}x_1 + a_{m2}x_2 + \ldots + a_{mm}x_m. \end{aligned}$$

Первая главная компонента v_1 задает некоторое направление в исходном m-мерном пространстве, и для нее выполняются следующие три эквивалентных между собой условия.

1. Разброс проекций точек на первую главную компоненту максимален по сравнению со всеми другими направлениями.

2. Сумма квадратов расстояний от исходных точек до их проекций на первую главную компоненту минимальна.

3. Расстояния между проекциями точек на первую главную компоненту в среднем наилучшим образом отражают расстояния между ними в исходном пространстве в том смысле, что минимальна следующая сумма разностей

$$S = \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} (D_{ij}^2 - d_{ij}^2),$$

где D_{ij} — евклидово расстояние между точками i и j в исходном пространстве, а d_{ij} — расстояние между проекциями этих точек на первую главную компоненту.

Вторая главная компонента должна быть ортогональна к первой, а плоскость, определяемая первой и второй главными компонентами, должна удовлетворять свойствам, аналогичным 1—3.

Благодаря тому, что разброс проекций точек на первой главной компоненте максимален, расположение этих проекций наилучшим образом отражает взаимное расположение точек в исходном пространстве. Вторая главная компонента дает дополнительную информацию об исходном пространстве, и т. д. Каждая новая компонента несет все меньшую информацию, и поэтому часто можно ограничиться небольшим числом главных компонент.

Программа представления данных на плоскостях, определяемых главными компонентами, предусматривает вычисление матрицы R корреляций между всеми включенными в исследование признаками. При этом оказалось, что в некоторых парах признаков (5 и 16; 7 и 19; 20 и 24; 23 и 26; 29 и 3) корреляция полная — положительная (+1) или отрицательная (—1). Это значит, что достаточно включить в исследование по одному признаку из каждой пары, а следовательно, 5 признаков могут быть исключены. При дальнейшем вычислении фенограммы таксономических отношений и главных компонент были исключены признаки 3, 5, 7, 20 и 23.

Анализ результатов

Проведенный анализ позволяет, во-первых, более строго выявить границы и диагностические признаки родов *Elaeosticta*, *Galagania*, *Hymenolyma* и *Bunium*, и, во-вторых, предложить новую классификацию видов *Elaeosticta*, масштаб которой соразмерен с межродовыми различиями близких таксонов зонтичных, а также сформулировать диагнозы внутриродовых таксонов *Elaeosticta*.

На рис. 1 показана полученная методом кластерного анализа фенограмма отношений видов родов *Elaeosticta*, *Galagania*, *Hymenolyma* и *Bunium*, которая построена по указанному выше алгоритму на основе описания объектов по 33 признакам. Нетрудно заметить, что на фенограмме выявляются несколько групп различной степени сходства. Если рассматривать их, начиная с наиболее изолированных таксонов, то следует в первую очередь отметить хорошее разграничение как на фенограмме, так и на проекциях точек, обозначающих объекты (виды), на плоскости первых главных компонент (рис. 2, 3, 4) родов *Hymenolyma*, *Bunium*, *Galagania* и *Elaeosticta*, а также *Muretia oeroilanica*. В роде *Bunium* наиболее удален от всех прочих вид *B. vaginatum*. Однако его отличия от остальных исследованных видов *Bunium* гораздо меньше, чем пределы изменчивости в роде *Elaeosticta*. Вопрос о его статусе может быть решен только после сопоставления более широкого числа видов *Bunium*. В родах *Galagania* и *Hymenolyma* близость видов не вызывает сомнений: они различаются в каждом роде лишь по небольшому числу признаков. Таким образом, принятое нами разграничение четырех родов геофильных зонтичных, к которому мы пришли преимущественно в результате карпологического исследования, значительно отличается от предложенного для тех же видов во «Флоре СССР» и подтвердилось при анализе большого числа признаков.

Однако положение некоторых видов в результате проведенного анализа не может не быть пересмотрено. Это касается родов *Muretia* и *Galagania*. Работа, в которой нами была пересмотрена систематика и номенклатура этих таксонов (Клюйков и др., 1978), была написана частично с учетом данного исследования. Дополнительно следует пересмотреть таксономическое положение *Elaeosticta gracilis* R. Kam. et M. Pimen., которую мы описали по материалу, не имевшему зрелых плодов. Сейчас очевидно, что этот вид гораздо ближе к *Galagania fragrantissima*, чем к какому-либо виду рода *Elaeosticta*, а его сходство с последним родом в рамках родовых критериев рассматриваемой группы зонтичных ограничивается лишь окраской лепестков. Не находит подтверждения в данной работе и сближение видов *Muretia lutea* (Hoffm.) Boiss. и *M. transitoria* Korov. с *M. oeroilanica* (а также ближайшей к ней *M. transcaspica* Korov.). Первые два отнесены нами к роду *Elaeosticta*. Аналогичное решение для *M. oeroilanica* и *M. transcaspica* неприемлемо. Среди изученных таксонов эти виды имеют большое сходство с родами *Galagania* и *Hymenolyma*, и в то же время отличия *M. oeroilanica* и *M. transcaspica* от этих родов достаточно велики. Поскольку к видам *Galagania* близки, помимо рассмотренных таксонов, также представители рода *Korovinia*, формально принадлежащие к *Peucedaneae*, окончательные таксономические выводы в этой группе мы считаем преждевременными. Для видов *Muretia oeroilanica* и *M. transcaspica* мы используем родовое название *Muretia* пока условно впредь до окончательного выяснения их родовой принадлежности.

Диагностические признаки рассматриваемых родов сведены в ключе для их определения. В силу приведенных выше соображений в этот ключ не включены виды *M. oeroilanica* и *M. transcaspica*.

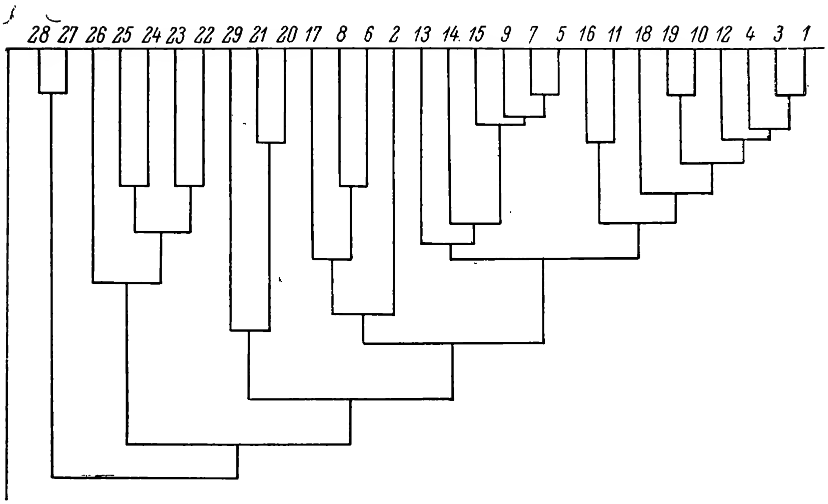


Рис. 1. Фенограмма таксономических отношений видов родов *Elaeosticta*, *Galagania*, *Bunium*, *Muretia*, *Hymenolyma*.

Здесь и на рис. 2—4 номера видов соответствуют номерам в табл. 2.

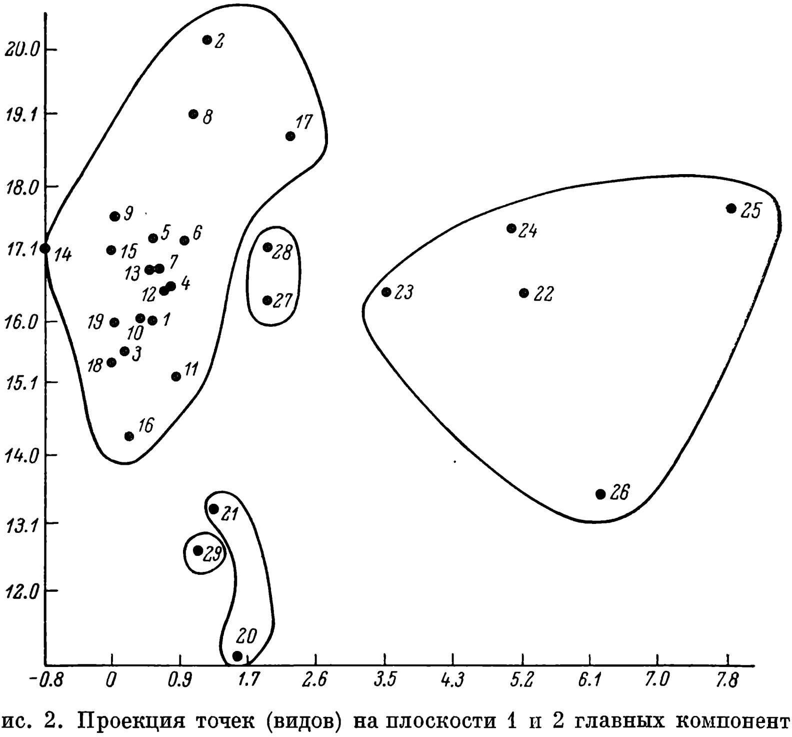


Рис. 2. Проекция точек (видов) на плоскости 1 и 2 главных компонент.

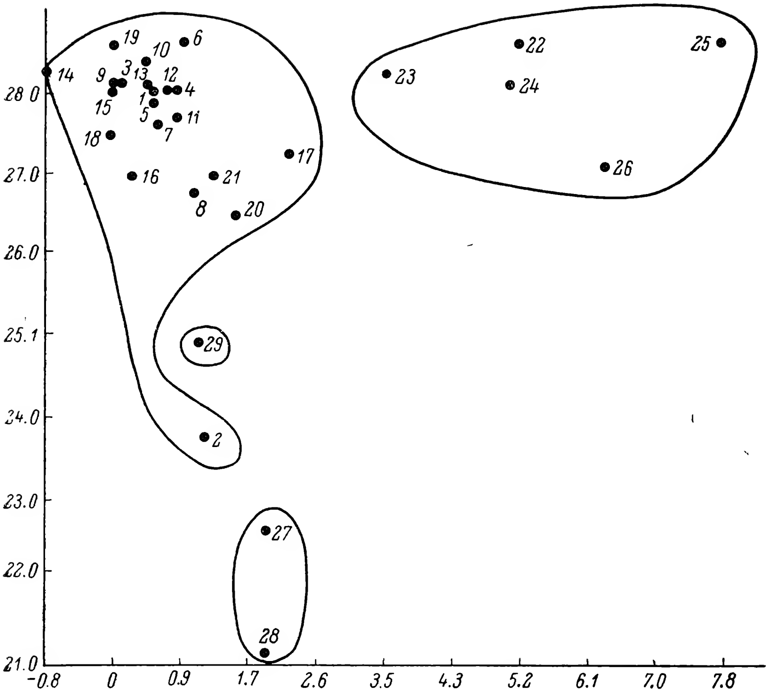


Рис. 3. Проекция точек (видов) на плоскости 1 и 3 главных компонент.

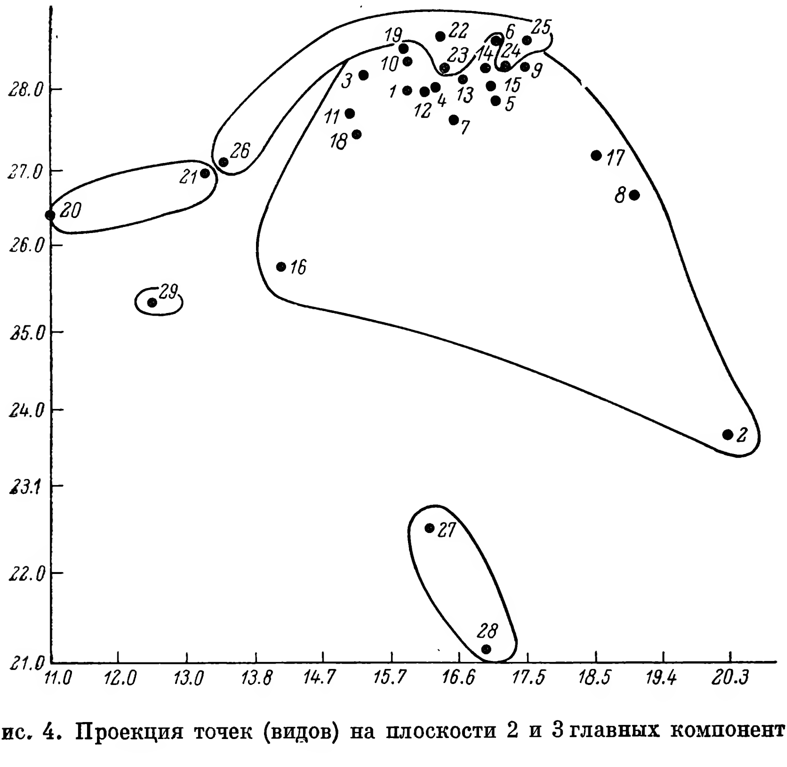


Рис. 4. Проекция точек (видов) на плоскости 2 и 3 главных компонент.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ *BUNIUM*, *ELAEOSTICTA*, *GALAGANIA*, *HYMENOLYMA*

1. Базальные сегменты первого порядка прикорневых листьев на черешочках . . . . 2.
+ Базальные сегменты первого порядка прикорневых листьев сидячие 3.
2. Секреторные канальцы в ложбинках мерикарпиев одиночные . . *Bunium*.
+ Секреторные канальцы по 3—4 в ложбинках мерикарпиев . . . . *Galagania*.
3. Спайка мерикарпиев узкая, черешки листьев обычно голые, реже слабо опушенные, ребра мерикарпиев назаметные или слабо выступающие . . . . *Elaeosticta*.
+ Спайка мерикарпиев широкая, черешки листьев густо покрыты короткими шипиками, ребра мерикарпиев довольно отчетливо выступающие . . . . *Hymenolyma*.

По сравнению с расстояниями между родами *Bunium*, *Galagania*, *Hymenolyma* и *Elaeosticta* все различия в пределах последнего рода значительно более слабые, в том числе различия между видами, включавшимися ранее в *Scaligeria*, и видами, относившимися к *Muretia* (*M. transitoria*, *M. lutea*). Последние, видимо, не заслуживают даже выделения в отдельную секцию рода *Elaeosticta*.

В роде *Elaeosticta* выделяются три хорошо отграниченные группы, которые мы рассматриваем как секции. Первая группа включает в себя большинство видов рода — *E. alaica*, *E. bucharica*, *E. chitralica*, *E. korovinii*, *E. vvedenskyi*, *E. ugamica*, *E. lutea*, *E. transitoria*, *E. conica*, *E. glaucescens*, *E. samarkandica*, *E. knorringiana*, *E. platyphylla*, *E. meifolia*, *E. nodosa*, *E. seravschanica* и *E. polycarpa*. В том же таксономическом ранге следует рассматривать две группы, значительно меньшие по объему, моно- и олиготипные таксоны, включающие соответственно: первая — один вид *E. allioides*, вторая — виды *E. hirtula*, *E. aitchisonii*, *E. transcaspica*, *E. ferganensis*, *E. tschimganica*.

Ниже предлагается система внутриродового подразделения *Elaeosticta*, которая представляет собой номенклатурное оформление выявленной дифференциации этого рода.

Sect. Elaeosticta. — Plantae involucellorum phyllis pedicellis brevioribus, fructibus glabris, umbellis centralibus nullis vel evolutis, foliis caulinis supremis ad vaginas reductis vel rarius (*E. platyphylla*) laminis evolutis et tunc umbellis centralibus nullis.

Typus: *E. meifolia* Fenzl.

Subsect. *Elaeosticta*. — Plantae petalis albis apice attenuatis inflexis, foliis caulinis supremis ad vaginas reductis, involucellorum phyllis lanceolatis vel linearibus herbaceis brunneolis albo-marginulatis, umbellis 3—13-radiatis, centralibus plerumque nullis vel rarius (*E. alaica*) evolutis.

Typus: *E. meifolia* Fenzl.

E. meifolia, *E. alaica*, *E. bucharica*, *E. chitralica*, *E. korovinii*, *E. nodosa*, *E. ugamica*, *E. vvedenskyi*.

Subsect. *Muretia* (Boiss.) Kljuykov et M. Pimen. comb. nov. — *Muretia* Boiss. 1844, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 3, 1 : 143. — Plantae petalis flavis apice attenuatis inflexis, foliis caulinis supremis ad vaginas reductis, involucellorum phyllis lanceolatis vel linearibus herbaceis brunneolis albomarginulatis, umbellis 4—14-radiatis, centralibus nullis vel evolutis.

Typus: *E. lutea* (Hoffm.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov.

E. lutea, *E. transitoria*, *E. seravschanica*.

Subsect. *Conicae* Kljuykov et M. Pimen. subsect. nov. — Plantae petalis albis apice attenuatis inflexis, foliis caulinis supremis ad vaginas reductis, involucellorum phyllis ovatis vel ovatolanceolatis subtotis scariosis, umbellis 5—12-radiatis, centralibus evolutis.

Typus: *E. conica* Korov.

E. conica, *E. glaucescens*, *E. knorringiana*, *E. samarkandica*.

Subsect. *Polycarpae* Kljuykov et M. Pimen. subsect. nov. — Plantae petalis albis apice non inflexis, foliis caulinis supremis ad vaginas reductis, involucellorum phyllis ovatis, ovalis vel lanceolatis subtotis scariosis, umbellis 25—30-radiatis, centralibus evolutis.

Typus: *E. polycarpa* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov.

Subsectio monotypica.

Subsect. *Platyphyllae* Kljuykov et M. Pimen. subsect. nov. — Plantae petalis albis, foliis caulinis supremis laminis evolutis, involucellorum phyllis ovatis subtotis scariosis, umbellis 9—10-radiatis, centralibus nullis.

Typus: *E. platyphylla* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov.

Subsectio monotypica.

Sect. *Corymbosae* (Korov.) Kljuykov et M. Pimen. comb. nov. — *Scaligeria* DC. sect. *Corymbosae* Korov. 1928, Тр. Среднеаз. унив., сер. 8б, 2 : 27, p. p. — Plantae involucellorum phyllis brevioribus, fructibus glabris, umbellis centralibus evolutis, foliis caulinis supremis laminis evolutis.

Lectotypus: *E. hirtula* (Regel et Schmalh.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov.

Subsect. *Hirtulae* Kljuykov et M. Pimen. subsect. nov. — Plantae totae non graveolentes, cotyledonibus binis, fructibus ovoideis.

Typus: *E. hirtula* (Regel et Schmalh.) Kljuykov, M. Pimen et V. Tichomirov.

E. hirtula, *E. transcaspica*, *E. ferganensis*, *E. aitchisonii*.

Subsect. *Tschimganicae* Kljuykov et M. Pimen. subsect. nov. — Plantae totae graveolentes, cotyledonibus solitariis, fructibus oblongatis.

Typus: *E. tschimganica* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov.

Subsectio monotypica.

Sect. *Allioides* Kljuykov et M. Pimen. sect. nov. — Plantae involucellorum phyllis pedicellis longioribus, post anthesin umbellas omnino occultantibus, fructibus breviter pubescentibus, umbellis centralibus evolutis, foliis caulinis laminis evolutis.

Typus: *E. allioides* (Regel et Schmalh.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov.

Sectio monotypica.

ЛИТЕРАТУРА

Закржевский Б. С., Коровин Е. П. (1935). Экологические особенности главнейших растений Бетпак-Дала. Тр. Среднеаз. унив., сер. 8б, Ботаника, 23. — Камелин Р. В., Пименов М. Г. (1978). Новый вид рода *Elaeosticta* Fenzl из Таджикистана. Нов. сист. высш. раст., 15. — Клюйков Е. В. (1978). Числа хромосом некоторых видов рода *Elaeosticta* Fenzl. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 9. — Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. (1976). *Elaeosticta* Fenzl — род семейства *Umbelliferae*, самостоятельный по отношению к *Scaligeria* DC. Бюл. МОИП, отд. биол., 81, 6. — Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. (1977). Таксономия, география, экология *Bunium capillifolium* Kar. et Kir. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 10. — Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. (1978). Дополнения и уточнения к систематике рода *Elaeosticta* Fenzl и близких таксонов (*Umbelliferae — Apioideae*). Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 6. — Коровин Е. П. (1934). Эфемерная растительность как производительная сила пустынь Средней Азии. В кн.: Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана. Ташкент, Изд. АН УзССР. — Коровин Е. П. (1961, 1962). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент, Изд. АН УзССР. — Коровин Е. П., Тиверовская Л. (1947). Этюды по морфогенезу клубней в сем. зонтичных. Бюл. МОИП, отд. биол., 52, 1. — Невский С. А. (1937). Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4. — Овчинников П. Н. (1971). Ущелье р. Варзоб как один из участков ботанико-географической области Древнего Средиземья. В кн.: Флора и растительность ущелья реки Варзоб. (К проблеме освоения биологических ресурсов Памиро-Алая). Тр. Инст. бот. АН ТаджССР, 22. — Терехин А. Т. (1978). Методы статистического анализа многомерных данных. В кн.: Математико-статистические методы анализа и планирования эксперимента, сер. Вопросы кибернетики, 47. М. — Хохряков А. П. (1975). Соматическая эволюция однодольных. М., Наука. —

Benzecri T. P. (1973). L'analyse des données. Paris. — Engstrand L. (1973). Generic delimitation of *Bunium*, *Conopodium* and *Geocaryum* (*Umbelliferae*). Bot. Not. (Lund), 126, 2. — Sokal R. R., P. H. Sneath. (1963). The principles of numerical taxonomy. San Francisco.

Московский государственный университет. Получено 12 VI 1979.

SUMMARY

Two methods of multivariate statistics — the cluster-analysis and the analysis of the main components were used for the delimitation and classification of the *Umbelliferae* taxa of the Middle Asia with peculiar life form (geophilic ephemeroids with tuber-like subground part). Estimations were worked on the BESM-6 computer. The clear delimitation of the genera *Bunium*, *Galagania*, *Hymenolyma*, and *Elaeosticta* has been demonstrated. The key for identification of the genera has been produced. The new system of *Elaeosticta* with 3 sections and 7 subsections has been proposed.

ТОМ 66 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1981, № 3

УДК 253 (571.1/.5)

С. В. Гудошников

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ЧЕРНЕВОЙ ТАЙГИ ЮЖНОЙ СИБИРИ

S. V. GUDOSHNIKOV. ON THE ORIGIN OF THE MOUNTAIN TAIGA
WITH *ABIES SIBIRICA* FROM THE SOUTH OF SIBERIA

Обсуждается вопрос о происхождении черневой тайги — реликтовой формации плиоценового возраста. Для выяснения роли пихты сибирской как эдификатора черневой тайги, а также флористического состава арктотретичного леса, производным которого является рассматриваемая формация, используются палеоботанические материалы. На основе актуалистического метода реконструируется поясная структура растительного покрова в горах юга Сибири в неогене. Прослеживается предполагаемый ход эволюции черневой тайги в четвертичном периоде.

Изучение реликтовой формации — черневой тайги юга Сибири — имеет длительную историю. Перечень основных работ, посвященных этой формации в целом, а также отдельным ее элементам, приводится в ранее опубликованной статье (Гудошников, 1978). Характерные признаки формации сводятся к следующему:

1. Эдификатором черневой тайги является пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), а в подлеске преобладают крупные кустарники: черемуха, рябина, калина.

2. В хорошо развитом травяном ярусе черневой тайги, состоящем преимущественно из разнотравья и папоротников, значительную роль играют виды неморального флористического комплекса.

3. Черневая тайга содержит своеобразные по флористическому составу синузии листостебельных мхов, основу которых составляют виды, относящиеся к неморальному элементу.

Чтобы глубже понять природу черневой тайги, необходимо рассмотреть, хотя бы в общих чертах, вопрос о ее происхождении. Однако прежде, чем приступить к обсуждению этой проблемы, полезно остановиться на некоторых особенностях методики подобных исследований. В последнее время все большее значение для реконструкции прошлого приобретает актуалистический метод исследования. Утвердившись сначала в геологии, где область его применения все более расширяется, этот метод распространяется и на другие науки, в первую очередь на палеогеографию и палеоботанику (Нащокин, 1975).

Анализируя сущность актуализма и формы его применения, К. М. Завадский и Э. И. Колчинский (1977) обосновывают правомерность использования метода актуализма для познания факторов эволюции, действовавших в отдаленном прошлом: «Мысленные модели тех или иных особых событий прошлого могут успешно строиться только на базе наших знаний о современных процессах» (с. 64).

Несколько изменяя схему G. Simpson (1970), можно выделить три этапа исследований при реконструкции флоры и растительности прошлого: 1) сбор и обработка ископаемых материалов; 2) изучение современных закономерностей размещения элементов флоры и растительности; 3) синтез результатов, полученных на двух предыдущих этапах. Естественно, такая работа не под силу одному ученому и может быть выполнена только многими исследователями. Своеобразие подхода того или иного автора выявляется лишь на последнем этапе.

Изучение спорово-пыльцевых комплексов дает представление об общем составе флор прошлых эпох. Однако некоторые авторы (Нейштадт, Тюлина, 1936; Диви, 1969, и др.) отмечают, что спорово-пыльцевые комплексы не всегда отражают растительность прошлого, как это имеет место и в современную эпоху. Пыльца часто не идентифицируется до вида, некоторые виды иногда резко различаются по своей экологической природе. Затрудняет анализ явление переотложения спор и пыльцы. Более достоверные результаты дают так называемые листовые и семенные флоры. Но их использование тоже ограничено. Эти флоры, во-первых, довольно редки, во-вторых, характеризуют обычно азональную растительность речных долин.

Один из процессов, ведущих к «удержанию» прошлого в настоящем, — это удержание таксона на положении реликта (Завадский, Колчинский, 1977). Нет необходимости доказывать ценность всестороннего анализа реликтов для реконструкции флоры и растительности прошлого (в отношении разбираемого вопроса — реликтовых сосудистых растений и мхов, а также реликтового фитоценоза, каковым является черневая тайга).

В горах юга Сибири, вероятно, в довольно значительной степени сохранились черты поясного распределения растительного покрова прошлого. Но для восстановления полной картины мы должны обратиться к тем горным системам, где эти особенности сохранились в большей степени, например к Кавказу (для этого, как будет видно дальше, есть все основания) и юго-восточной Азии. Флора и растительность последней мало изменились с третичного времени, а закономерности, обусловливающие распределение растительности в горах в прошлом и настоящем, надо полагать, в значительной мере остались сходными.

Происхождение черневой тайги нельзя рассматривать в отрыве от проблемы происхождения темнохвойной тайги хотя бы потому, что в обеих формациях в качестве эдификатора или соэдификатора выступает одна и та же древесная порода — пихта сибирская. В черневой тайге пихта органически слилась с чуждым для темнохвойной сибирской тайги неморальным комплексом. Заменив полностью широколиственные породы, пихта как эдификатор не только не изменила ценотического строя широколиственного леса, но удивительно хорошо сохранила его до сего времени.

Впервые вопрос об истории развития сибирской темнохвойной тайги был поднят П. Н. Крыловым (1898). Спустя три десятилетия эта проблема снова стала обсуждаться в работах ряда исследователей (Сочава, 1930, 1944, 1946; Толмачев, 1943, 1949, 1951, 1954; Васильев, 1944, 1955; Попов, 1949, 1957, и др.).

Наиболее полно характеристика флороценотического комплекса темнохвойной тайги дана в работе А. И. Толмачева (1954). Очень важной особенностью, отмеченной им, является ограниченность флорогенетических связей между темнохвойной тайгой и неморальным широколиственным комплексом, являющимся прямым производным лесов арктотретичного типа. Эта особенность свидетельствует, во-первых, о независимом развитии темнохвойной тайги и широколиственных лесов и, во-вторых, о достаточно долгой истории становления, которую прошла темнохвойная тайга. По Толмачеву, местом ее становления были горы внетропических областей северного полушария.

В 60—70-е годы вопросами генезиса арктотретичной флоры и темнохвойной тайги много занимался П. И. Дорофеев (1965, 1970, 1972). Признавая очагами формирования темнохвойных горные страны, Дорофеев считает, что аналогичный процесс мог совершаться и на равнинах Севера.

Значительный интерес для решения вопроса о происхождении темнохвойной тайги представляют работы Д. Аксельрода, подробно изложенные в статье Б. А. Юрцева (1972). Данные Аксельрода показывают, что темнохвойные леса существовали в виде особого пояса в горах умеренных широт по крайней мере с эоцена. Эти леса были образованы породами, близкими к тем, которые формируют современные темнохвойные горные леса областей, в которых найдены их остатки. Заключая обзор, Юрцев предполагает, что миоцен надо считать временем, когда на северных равнинах высоких широт началось формирование таежного ландшафта. Одним из источников формирования равнинной тайги могли явиться горные темнохвойные леса высокоширотных территорий, возможно, такие же древние, как и горные темнохвойные леса умеренных широт. Как видно, вопрос о месте возникновения темнохвойной тайги не решается однозначно.

Перейдем теперь к вопросу о происхождении черневой тайги. Эдификатором ее, как уже было сказано, является *Abies sibirica*. Род *Abies* Mill. включает 52 вида, обитающих во внетропических областях северного полушария (Маценко, 1964). Большая часть видов тяготеет к бассейну Тихого океана, что, очевидно, с одной стороны, свидетельствует об их древности, с другой, — говорит о том, что данный район, вероятно, был центром видообразования этого рода. *Abies sibirica* и *A. balsamea* Mill. из Северной Америки А. Е. Маценко считает наиболее эволюционно молодыми видами. Именно эти два вида растут не только в горах, но и на равнинах. Однако они не заходят к северу так далеко, как ель, кедровая сосна и лиственница.

Пихта сибирская занимает около трети ареала рода. Большая часть ареала пихты сибирской приходится на равнины, где она входит в состав полидоминантной темнохвойной тайги. Однако наиболее распространена и обильна пихта в горных черневых лесах Алтае-Саянской и Кузнецко-Салаирской областей.

По характеру семенных и кроющих чешуй *Abies sibirica* близка к *A. semenovii* B. Fedtsch. и *A. pindrow* Royle. Пихта Семенова, или пихта тяньшанская, растет в Западном Тянь-Шане, на Таласском, Чаткальском и Ферганском хребтах на высотах 1300—2800 м над ур. м., занимая склоны северной экспозиции.

A. pindrow — пихта гималайская — образует иногда чистые леса на высотах 2100—2700 м над ур. м. на северных и западных склонах Внешних Гималаев от г. Читрала до Непала.

Пихта сибирская — наиболее зимостойкая из всех других видов пихт, но, вероятно, сравнительно недавно приспособилась к условиям холодного климата. Как и большинство пихт, она требовательна к высокой влажности воздуха, достаточному увлажнению (проточному) и богатству почв, отличается теневыносливостью, но хорошо растет и при полном освещении, требуя затенения лишь в первые годы жизни (Васильев, Уханов, 1949).

П. Л. Горчаковский (1954) полагает, что по своим экологическим свойствам пихта сибирская приближается к широколиственным породам. Теневыносливость этой пихты обеспечивает ей успешное внедрение в другие лесные формации, например она легко внедряется в широколиственные леса. Велико преобразующее воздействие пихты сибирской на среду, выражающееся в изменении микроклимата припочвенного слоя воздуха, предотвращении резких колебаний температур, усилении влажности. Эти свойства пихты, по мнению Горчаковского, благоприятствуют тому, что некоторые травянистые растения широколиственного лесного комплекса нашли для себя в пихтовой тайге более или менее благоприятную обстановку и смогли здесь сохраниться.

Казалось бы, сказанного достаточно для ответа на вопрос, почему именно пихта смогла заменить широколиственные породы и стать эдификатором черневой тайги. Вопрос этот, однако, не так прост и объяснить, почему пихта, а не другие темнохвойные породы, смогла выполнить эту роль, основываясь лишь на ее экологических свойствах, не представляется возможным. Решение проблемы нужно искать, опираясь на палеоботанические данные.

Посмотрим, какое место занимала пихта, а точнее род *Abies* в арктотретичной флоре Евразии. Типичная и наиболее древняя из известных арктотретичных (тургайских) флор, согласно Дорофееву (1972), это флора Джолон Сисе (междуречье рек Хромы и Индигирки). Дорофеев по материалам коллекции, полученной от О. В. Гриненко, выявляет в составе этой флоры *Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Picea*, *Pinus*, *Potamogeton*, *Epipremnella*, *Myrica* subgen. *gale*, *Juglandaceae*, *Betula*, *Alnus*, *Fagus*, *Ficus*, *Morus*, *Magnolia*, *Trochodendron*, *Staphylea*, *Neillia*, *Rubus*, *Acer*, *Tilia*, *Ampelopsis*, *Rutaspermum*, *Actinidia*, *Aralia*, *Cornus*, *Vaccinium*, *Andromeda*, *Sambucus*. Как видно, в приведенном списке нет рода *Abies*. Чтобы определить, случайно ли это, обратимся к другим материалам. По более ранним данным Дорофеева (1969), миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане не содержит остатков пихты.

Характеризуя третичную флору бассейна р. Омолой, Дорофеев (1972) констатирует наличие в ней значительного количества хвойных из родов *Pinus*, *Picea*, *Larix*. Виды этих родов представлены остатками побегов, пучков листьев, семян, обломков шишек и чешуй. Из 14 обследованных образцов лишь в двух оказалось незначительное число (1—2) обломков листьев *Abies*. Таким образом, утверждение А. Е. Маценко (1964) о скудности ископаемых остатков пихты получает свое подтверждение.

Аналогичная картина наблюдается в Северной Америке. Так, в долине р. Инмечак (Западная Аляска) Д. М. Хопкинс и др. (по: Юрцев, 1972) в ископаемых остатках пойменного темнохвойного леса среднеплиоценового возраста, представленных хвоей, шишками и укороченными побегами, пихта не обнаружена. Спорово-пыльцевой комплекс содержит пыльцу различных хвойных пород и лишь единичные зерна *Abies*. Не найдена пыльца пихты в отложениях формации Бофор с о. Земля Банкса, датируемой предположительно концом третичного—началом четвертичного периодов.

Таким образом, палеоботанические материалы показывают, что на северо-востоке СССР и севере Северной Америки в конце неогена господствовали леса, в которых главную роль играли древесные породы, относящиеся к родам *Picea*, *Pinus* и *Larix*. Пихта, по-видимому, совсем отсутствовала или доля ее участия в составе лесов была крайне незначительной.

Любопытно, что в составе очень богатой флоры плиоценового арктотретичного леса в Польше на р. Дунайце W. Szafer (1947) также не обнаружил пихту, хотя другие хвойные здесь представлены достаточно хорошо.

Не было, по-видимому, пихты в равнинных арктотретичных лесах на территории Сибири. П. И. Дорофеев (1963), например, не отмечает ее в третичных флорах олигоцен-миоценового возраста равнинной части Западной Сибири в пределах Омской и Томской областей. Не обнаружена пихта в семенных флорах плиоцена р. Оби на широте Томска (Никитин, 1948). Число таких примеров можно было бы увеличить.

Другое отмечается при анализе остатков третичных флор горных районов. Дорофеев (1970) указывает, что в ископаемых флорах горных стран преобладают древесные породы, причем всегда обильны здесь остатки хвойных: *Keteleeria*, *Tsuga*, *Abies*, *Picea*, а также *Larix*, *Pinus*, *Chamaecyparis*, *Metasequoia*.

Как уже указывалось, ископаемые остатки третичных флор в горных странах крайне редки. Тем больший интерес представляет открытие третичной флоры на Алтае по р. Чаган-Узун, левого притока р. Чуи (Дорофеев, 1956). Обработанные материалы воспроизводят растительность, представленную деревьями, кустарниками и лианами — типичными компонентами хвойно-широколиственного леса. Темнохвойные здесь если не преобладают, то по крайней мере равноправны с таксодиевыми, что является характерной чертой всех арктотретичных флор горных стран.

Особый интерес для нас представляет другая алтайская третичная флора, открытая в 1883 г. геологом Н. А. Соколовым в верховьях р. Бухтармы. Сборы были изучены И. Ф. Шмальгаузеном (Schmalhausen, 1887), который отнес изучаемую флору к плиоцену. В. С. Корнилова (1966) на основании критического пересмотра определений Шмальгаузена и новых сборов понизила возраст бухтарминской флоры до позднего олигоцена. В дальнейшем эту флору изучала Г. С. Раюшкина (1968, 1975), которая пришла к выводу, что других «листовых» флор палеоген-неогена с подобным набором отпечатков хвойных в СССР до сих пор не установлено. Однако за пределами нашей страны они известны из олигоценовых и неогеновых отложений Северной Америки и неогеновых Японии.

Особенность бухтарминской флоры заключается в разнообразии хвойных, равноправном участии представителей семейства сосновых и таксодиевых, а также в присутствии кипарисовых. Обилие хвойных, считает Раюшкина, есть следствие горных условий существования этой флоры. В приведенном списке из хвойных фигурируют *Abies* sp., *Pseudotsuga altaica*, *Tsuga* sp., *Picea altaica*, *Pinus* sp., *Metasequoia disticha*, *Taiwania palaeoflousiana*, *Juniperus buchtarmensis*, *Thuiopsis* sp., *Chamaecyparis* sp. В целом вся группа хвойных Алтая ближе к хвойным Азии, образующим ныне островные леса по горным хребтам юго-востока. Интересно отметить, что, судя по отпечаткам семян, ископаемая пихта сходна с современной *Abies grandis* Lindl., произрастающей в горах западной части Северной Америки.

Таким образом, палеоботанические данные показывают, что, по-видимому, в связи с общим похолоданием, отмечаемым в северном полушарии с конца эоцена, темнохвойные заметно усиливают свои позиции, постепенно вытесняя эдификаторов арктотретичных лесов и в первую очередь таксодиевых. Как полагают большинство исследователей, к плейстоцену евросибирская темнохвойная тайга как на равнинах, так и в горах уже окончательно оформилась.

Приведенные материалы говорят о том, что тайга эта была неоднородна. В равнинной и горной тайге высоких широт на территории Евразии в качестве эдификаторов выступали главным образом виды *Picea* и *Pinus*. Есть все основания полагать, что наиболее существенную роль в горах умеренных широт, и в частности в лесах южных гор Сибири, играла пихта.

М. Г. Попов (1949), критикуя взгляды А. Энглера, В. Л. Комарова, Е. В. Вульфа и др., писал о том, что сторонники восточного происхождения «арктотретичных» циклов находятся под воздействием богатейшей китайской флоры. Однако, я думаю, что М. Г. Попов в не меньшей мере был очарован теорией северного происхождения арктотретичной лесной флоры А. Грея, считая ее вполне обоснованной и ясной. Разбирая вопрос о разрывах ареалов у видов таежного элемента в плейстоцене, Попов поставил под сомнение существование плейстоценового разрыва для пихты. Согласно принятой концепции Грея, он был вынужден допустить, что пихта перемещалась к югу раньше других хвойных в составе пребореального леса и ее ареал был разорван уже в начале покровного оледенения. При этом в Сибири отселектировалась криофильная раса пихты *Abies sibirica*, перешедшая затем в бореальный лес.

Как было показано выше, нет нужды в подобном допущении. Пихта сибирская, по-видимому, возникла в горах юга Сибири от формы, которая была связана с неморальным комплексом. Сохранившись в плейстоцене в южно-сибирских рефугиумах, пихта в послеледниковое время спустилась на равнину и вошла в состав полидоминантной темнохвойной тайги. Постепенно ареал ее принял современные очертания. Как считает М. И. Нейштадт (1957), к западу от Урала пихта проникла только в середине голоцена. Такой ход событий согласуется с характером распределения пихты на территории Сибири. По данным Г. В. Крылова (1957), пихтачи на территории провинции Западно-Сибирской низменности составляют 3% от лесопокрытой площади, тогда как в провинции Алтайско-Саянских гор — 39%. Если учесть, что пихтовые леса на равнине сосредоточены в основном в Кетско-Чулымской подпровинции, к которой ближе всего подходят отроги Кузнецкого Алатау, то картина становления ареала пихты становится еще более ясной.

Как известно, черневая тайга сохранила в своем составе целый комплекс неморальных реликтов из сосудистых растений и мхов. В опубликованных ранее работах мною была дана характеристика моховой флоры липняков и черневой тайги и выделены наиболее типичные неморальные реликты из мхов (Гудошников, 1976, 1978). Говоря о происхождении черневой тайги, мы не можем обойти вопрос об особенностях бриофлоры арктотретичного леса. К сожалению, ископаемых материалов по Сибири очень мало. Из отложений Мамонтовой горы на Алдане А. Л. Абрамова и И. И. Абрамов (1965) приводят всего несколько видов: *Anomodon* cf. *viticulosus*, *Drepanocladus sendtneri*, *Tomenthypnum nitens*, *Ptilium crista-castrensis*. Нет сомнений, что столь бедная флора мхов совершенно не соответствует довольно богатой флоре сосудистых растений этого района (Дорофеев, 1969). Гораздо больше материалов по ископаемым мхам на территории Европы. Л. И. Савич-Любицкая и И. И. Абрамов (1958), характеризуя эоценовую флору балтийского янтаря, отмечают, что в третичных отложениях преобладают лесные мхи как по числу видов, так и по частоте их встречаемости в ископаемом состоянии. Из листостебельных мхов они приводят роды *Ctenidium* (Schimp.) Mitt., *Thuidium* Bruch. et Schimp., *Homalothecium* Bruch. et Schimp., *Thamnium* B. S. G., *Eurhynchium* Bruch. et Schimp., *Cirriphyllum* Grout, *Neckera* Hedw., *Anomodon* Hook. et Tayl. и др. Интересный по составу и богатый по числу видов список ископаемых мхов из плиоценовой флоры в Кросценке на р. Дунайце приводит B. Szafran (1949). В нем, как и в предыдущем списке, есть виды и роды, характерные для липняков и черневой тайги Кузнецкого Алатау. Это прежде всего *Thamnium*, *Eurhynchium*, *Cirriphyllum*, *Neckera*, *Anomodon*, *Homalia* и некоторые другие.

На основе ископаемых остатков и изучения ареалов реликтовых видов мы можем воссоздать в общих чертах флору горного арктотретичного леса, дериватом которого является черневая тайга. Что же касается ее ценотического строя, а также места, занимаемого в поясной структуре растительности гор, то ответ на этот вопрос может быть получен только на основе актуалистического метода.

Не вызывает никаких сомнений существование отчетливо выраженной поясности растительного покрова в горах юга Сибири в неогене. Для того чтобы представить ее характер, надо обратиться к тем горным системам, где черты прежней, дочетвертичной поясной структуры выражены более отчетливо (например, Кавказ, древние связи которого с горами южной Сибири вполне очевидны). Л. И. Соснин (1939) рисует следующую схему поясов северного склона Кавказского хребта в пределах Кавказского государственного заповедника: 500—1200 м над ур. м. — широколиственные леса, 1200—2000 — пихтовые леса, 2000—2200 — альпийские луга. Широколиственные леса представлены буковой формацией. Описанные Сосниным папоротниковые букняки в долине р. Лабы по ценотическому строю и видовому составу подлеска и травяного яруса очень напоминают липняки Сибири (Кузедеевский массив в Кузнецком Алатау). Так, в подлеске здесь обычны калина, рябина, в просветах малина. Травяной покров состоит преимущественно из *Dryopteris filix-mas*, *D. carthusiana*, *Athyrium filix-femina*, единично встречаются *Matteuccia struthiopteris*, *Polystichum braunii*, *Impatiens noli-tangere*, *Festuca gigantea*, *Milium effusum*, *Poa nemoralis*, *Asarum ibericum*, *Aruncus vulgaris* и др. Отмечаются также нередко такие виды, как *Actaea spicata*, *Asperula odorata*, *Sanicula europaea*, *Oxalis acetosella*. Подавляющее большинство перечисленных видов обычно для Кузедеевских липняков и коренных ненарушенных участков черневой тайги. К сожалению, авторы, описывающие буковые леса, не приводят сведений о характере моховой флоры, отмечая лишь ее бедность. Однако, судя по работе Абрамовой и Абрамова (1973), флора мхов широколиственных лесов Кавказа имеет много общего с бриофлорой Кузедеевского липового острова (Гудошников, 1976).

Эдификатором пихтовых лесов Кавказского хребта является *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach, по своим экологическим свойствам близкая к пихте сибирской. А. Я. Орлов (1951) описывает пихтарники в бассейне р. Белой (Северный Кавказ): первый ярус образует пихта, иногда с примесью ели, во втором ярусе встречаются ильм, бук, черная ольха; в подлеске — черная бузина, лещина. В травяном ярусе преобладает *Matteuccia struthiopteris.* Отмечены также *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *Festuca montana*, *Asperula odorata*, *Oxalis acetosella*, *Geranium robertianum* и др. Моховой покров либо совсем отсутствует, либо состоит из ограниченного числа видов, среди которых выделяются *Eurhynchium striatum* и *Scleropodium purum.* Для нас особый интерес представляет первый вид, так как он очень близок к *Eurhynchium angustirete* — характерному напочвенному мху черневой тайги; кстати, этот вид встречается и на Кавказе. Отмечу еще один примечательный факт. Если в пихтарниках Кавказа мхи представлены неморальными видами, хотя и в небольшом обилии, то в находящихся рядом с ними ельниках наблюдается хорошо развитый моховой покров из бореальных мхов: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, реже *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum scoparium*, *Ptilium crista-castrensis.* Так же резко отличается флора мхов черневой тайги от аналогичной флоры прирусловых ельников в Кузнецком Алатау.

Являются ли закономерности высотного распределения растительности Кавказа и характер ценотического строя лесов результатом позднейших послеледниковых перестроек или же они сохранились с неогена в более или менее неизменной форме? Для решения этого вопроса необходимо проследить эти же явления в тех горных системах, растительность и флора которых с третичного времени не претерпела каких-либо крупных изменений. К таковым относятся горные системы Юго-Восточной Азии. Так, в горах Юньнани (Центральный Китай) на высоте около 2000 м над ур. м. преобладают буковые леса, выше (до 3000) — смешанные из листопадных и хвойных, а в верхнем поясе (между 3000—4000 м, располагаются леса из эндемичной пихты *Abies delavayi* (Tiegh.) Franch. с подлеском из рододендронов, представленных здесь несколькими десятками видов, многие из которых входят в субальпийский пояс. В горных лесах Бирмы и Тибета верхнюю часть лесного пояса занимают почти чистые пихтовые леса из *Abies chensiensis* Van Tiegh., а в альпийском поясе широко распространены заросли рододендронов, насчитывающих здесь 150—200 видов (Вульф, 1944; Павлов, 1965).

Описывая темнохвойные леса восточной окраины Тибетского нагорья, Н. В. Дылис (1962) выделяет следующий ряд поясов: до 2500 м над ур. м. — пояс листопадных широколиственных лесов; от 2500 до 2800—3600— пояс неморальных темнохвойных лесов, главным образом пихтарников (*Abies ernestii*, *A. forrestii*, *A. georgii*) и ельников (*Picea asperata*, *P. wilsonii*, *P. likiangensis*); от 3600 до 4100 — пояс высокогорных темнохвойных лесов. Как отмечает Дылис, в составе неморальных хвойных лесов в сложении второго яруса постоянно участвует целый ряд широколиственных пород, а травяной ярус содержит много широкотравных неморальных форм, не свойственных высокогорным темнохвойным лесам. Говоря о мхах, автор только подчеркивает неравномерность их развития. Любопытно, что в состав древостоя, занимающего самую верхнюю часть лесного пояса рододендровых пихтарников, входят те же виды пихты, что и в состав неморальных хвойных лесов (*Abies forrestii* и *A. georgii*). В высокогорных пихтарниках хорошо развит моховой покров (60—80% покрытия) из *Actinothuidium hookeri*, *Hylocomium proliferum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum* sp. Как видно, одни и те же виды пихты могут быть эдификаторами и неморального, и бореального леса. Именно так обстоит дело с пихтой сибирской в горах южной Сибири.

Согласно В. М. Синицыну (1962), в олигоцене все горные системы Азии как в отношении общего орографического плана, так и размеров главных единиц имели современный облик. К этому времени мезофильная лесная флора достигла максимального развития и разнообразия (Волкова, 1969). В горах оформилась поясная структура растительного покрова. Нижние части северных, а на Кузнецком Алатау и Казахстанском Алтае также западных макросклонов были заняты хвойно-широколиственными лесами. Преобладающее значение в них имели листопадные широколиственные породы из родов *Fagus*, *Tilia*, *Quercus*, *Ulmus*, *Acer*, *Juglans*, *Carpinus*, *Phellodendron*, *Magnolia*, *Castanea*, *Liquidambar* и др. Из хвойных — *Tsuda*, *Podocarpus*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Pinus*, на заболоченных местах *Taxodium*. Богатый подлесок был представлен родами *Corylus*, *Viburnum*, *Padus*, *Prunus*. Множество лиан, относящихся к родам *Actinidia*, *Ligodium*, *Menispermum*, *Humulus*, *Vitis*, оплетали кустарники и деревья. В травяном покрове присутствовали предки многих современных широкотравных (неморальных) форм из родов *Asarum*, *Osmorhiza*, *Sanicula*, *Asperula*, *Dryopteris*, *Asplenium*, *Polystichum*, *Festuca* и др. Стволы широколиственных деревьев были покрыты пышными коврами эпифитных мхов, принадлежащих к родам *Leucodon*, *Neckera*, *Homalia*, *Anomodon*, *Homalothecium*, *Ulota*, *Hypnum*. На гниющей древесине, у основания стволов, а местами просто на голой почве в западинках находили себе место представители таких родов, как *Eurhynchium*, *Cirriphyllum*, *Ctenidium*, *Thuidium*, *Mnium*, *Plagiomnium*, *Amblystegium*, *Entodon*, *Fissidens*, *Artichum* и др. Долины рек были заняты густыми пойменными лесами из видов *Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Salix*, *Pterocarya*, *Zelkova*.

Выше по склону гор хвойно-широколиственные леса сменялись темнохвойными неморальными лесами, в которых главную роль играли *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga* и могли присутствовать также *Taiwania*, *Thuiopsis* и *Chamaecyparis*. Не исключено, что в ряде случаев встречались, особенно на более высоких уровнях, чистые пихтарники. В сложении второго яруса таких лесов принимали, вероятно, участие некоторые широколиственные породы, такие как *Tilia*, *Acer*, *Fagus*. В травяном ярусе присутствовали, хотя и в меньшем разнообразии, неморальные формы, но доминирующая роль, видимо, принадлежала папоротникам. Резко снизились количество и видовое разнообразие эпифитных мхов в связи с уменьшением роли широколиственных деревьев; многие эпифиты стали переходить на скалы. Еще выше по профилю неморальные темнохвойные леса могли сменяться темнохвойными моховыми. Из древесных пород здесь в основном доминировали виды пихты и ели. Подлесок состоял из представителей родов *Salix*, *Lonicera*, *Sorbus*, *Spiraea*, *Rosa*, *Ribes*, *Rhododendron*. Травяной покров стал редким и утратил термофильные элементы, часть их преобразовалась в холодостойкие виды. Повысилась роль осок, некоторых злаков и видов папоротников. Резко изменился состав моховых синузий. Основную роль стали играть мхи напочвенного покрова, среди которых, вероятно, были такие виды, как *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, виды *Dicranum* и др. По всей вероятности, на верхнем пределе лесной растительности росли разнообразные рододендроны, а с момента возникновения высокогорий они могли формировать там чистые заросли. Остатки этого пояса сохранились в Саянах, где встречаются *Rhododendron aureum* Georgi, *Rh. adamsii* Rehd., *Rh. parvifolium* Adams и *Rh. dauricum* L.

Прогрессирующее в дальнейшем похолодание привело, с одной стороны, к обеднению древесной флоры, а с другой — к окончательному оформлению поясной структуры в горах и к формированию на равнинах Западной Сибири широтных зон. Последний процесс особенно ярко проявился в конце плиоцена в связи с грандиозными эпейрогеническими поднятиями северных территорий, в результате которых поверхность всего арктического шельфа стала сушей (Синицын, 1962). Как считает В. П. Никитин (1968), флора среднего миоцена уже значительно утратила тургайский облик. Повысилась роль степных и луговых ассоциаций. Оформилась и быстро стала развиваться и расширяться степная зона, вклиниваясь, вероятно, в восточную окраину низменности. Обедненные и преобразованные арктотретичные леса отступили к подножью гор.

Начиная с нижнего плейстоцена (Архипов, 1971), относительно мягкий семиаридный климат стал изменяться на гумидный. Целая серия мелких, но все более резких флуктуаций климата завершилась в середине нижнего плейстоцена первой значительной фазой похолодания. Еще более сильными и глубокими были последующие фазы, соответствующие минделю. Они вызвали появление первых ледников на севере Западно-Сибирской низменности, и, как считает С. А. Архипов, в высокогорном Алтае. Все это привело к еще большей деградации тургайской флоры. Особенно сильное влияние на растительный покров оказало максимальное (самаровское) оледенение среднего плейстоцена. Оно вызвало полное уничтожение лесной растительности в северной части Западной Сибири, включая север Красноярского края, и обусловило развитие так называемого перигляциального типа растительности. Одновременно с покровным оледенением Севера южные поднятия Сибири стали очагами горного оледенения.

До сих пор нет единого мнения как о количестве ледниковых эпох на Алтае, так и об их границах. До недавнего времени наиболее распространены были взгляды Е. Н. Щукиной (1960), выделяющей четыре эпохи четвертичного оледенения на Алтае. При этом три оледенения двигались с гор на равнину, достигая г. Бийска. Однако более поздние исследования (Дубинкин, Адаменко, 1968) свидетельствуют об отсутствии в предгорьях Алтая и в низкогорной его части каких-либо достоверных следов деятельности четвертичных ледников. Даже в высокогорных частях Горного Алтая до сих пор нет твердых доказательств раннеплейстоценового оледенения (Ефимцев, 1961). Согласно новым представлениям, предгорную зону Алтая нужно отнести к экстрагляциальной области. На всем протяжении четвертичной эпохи флора и фауна не претерпевали здесь особых изменений. Еще меньшим было оледенение в Казахстанском (Рудном) Алтае (Чумаков, 1965).

Следы ледниковой деятельности в Кузнецком Алатау немногочисленны. Они устанавливаются лишь в зоне гольцовых гор в виде каров и морен (Адаменко и др., 1969). Не подвергался оледенению Салаир (Малолетко, 1965). В Западном Саяне, по данным Н. А. Ефимцева (1961), первое (алашское) оледенение было максимальным. Оно синхронно самаровскому оледенению. Конечные морены ледников располагались на уровнях 1250—1500 м. В позднечетвертичное время проявилось долинное (карахольское) оледенение, одновременное с зырянским, размеры которого были еще более ограниченными.

В свете приведенных фактов кажется достаточно убедительным положение, высказанное рядом авторов, о возможности сохранения с плиоцена лесной растительности с элементами тургайской флоры в горах юга Сибири. Об этом также свидетельствуют материалы по флоре и растительности сибирских рефугиумов, накопленные к настоящему времени. В то же время мысль о том, что элементы широколиственных лесов проникли на юго-восток Западной Сибири и в Среднюю Сибирь в послеледниковое время (Ревердатто, 1940; Гроссет, 1962), не получает подтверждения.

Оледенения, охватившие горные системы юга Сибири, привели к еще большему обеднению арктотретичных хвойно-широколиственных и темнохвойных неморальных лесов. Пояса растительности перемещаются на более низкие уровни, сохранившиеся древесные широколиственные породы (липа, возможно, дуб, вяз и лещина) занимают предгорья и низкогорья. К этому времени окончательно обособляется пихта сибирская.

В климатический оптимум верхнего плейстоцена (казанцевское время) элементы широколиственной флоры распространяются из рефугиумов в прилегающие районы; пояса лесной растительности занимают более высокие уровни. Пихта, постепенно заменяя исчезающие широколиственные породы, спускается на равнину, и, возможно, проникает на восточную окраину Западно-Сибирской низменности. М. П. Гричук (1959, 1961а, б) неоднократно высказывала предположение о повторном распространении в эту эпоху на территорию Верхнего Приангарья, Причулымья и Томского Приобья некоторых широколиственных пород. А. С. Лазаренко (1944) также считает возможным в наиболее теплую межледниковую фазу плейстоцена проникновение к северу некоторых форм мхов, связанных с субтропическими и тропическими широтами. В качестве доказательства он указывает находки *Thamnium obtusatum* (*Th. neckeroides*?) в долине р. Енисей близ устья Сухой Тунгуски и *Trachycystis arcuata* (*T. immarginata*) — на средней Тунгуске. Такое предположение вряд ли правомерно. Скорее всего эти мхи удержались здесь с доледникового времени. Н. С. Водопьянова (1976) не исключает возможности сохранения *Rhododendron aureum* на плато Путорана с плиоцена. Тем более это вероятно в отношении мхов, которые могут сохраняться в микрорефугиумах, да и местонахождения указанных видов обнаружены гораздо южнее. Мнение Гричук не поддерживает В. Д. Нащокин (1963), говоря о том, что оно противоречит фактам, полученным геологами и археологами. Не подтверждается пока предположение о повторном проникновении широколиственных пород (липы) в Томское Приобье, о чем говорят имеющиеся у нас материалы ботанических исследований.

Так постепенно в течение четвертичного периода хвойно-широколиственные и темнохвойные горные неморальные леса в горах юга Сибири преобразуются в современную черневую тайгу или обедненный темнохвойный неморальный лес из пихты сибирской. Из всех широколиственных пород в ней как самая холодостойкая осталась только липа, современный ареал которой в основном находится в пределах Кузнецко-Салаирской области. Липа в черневой тайге Казахстанского Алтая исчезла к голоцену вследствие усиливающейся аридизации климата. Видимо, по этой же причине она не удержалась в Западном Саяне, хотя сохранилась в окрестностях г. Красноярска.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. (1965). Ископаемые мхи из отложений Мамонтовой горы на Алдане. Нов. сист. низш. раст. Л,, Наука. — Абрамова А. Л., Абрамов И. И. (1973). Обзор бриофлоры Кавказа. Тез. докл. V Делег. съезда ВБО. — Адаменко О. М., Вдовин В. В., Девяткин В. Д., Зятькова Л. К. (1969). История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Алтае-Саянская горная область. М., Наука. — Архипов С. А. (1971). Четвертичный период в Западной Сибири. Новосибирск, Наука. — Васильев В. Н. (1944). О взаимоотношениях «маньчжурской» и «охотской» растительности и флоры. Бот. ж., 29, 5. — Васильев В. Н. (1955). Рецензия на книгу А. И. Толмачева «К истории возникновения и развития темнохвойной тайги». Бот. ж., 40, 5. — Васильев Я. Я., Уханов В. В. (1949). Род *Abies* Mill. В кн.: Деревья и кустарники СССР, I, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Водопьянова Н. С. (1976). Пути становления флоры Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск, Наука. — Волкова В. С. (1969). Становление и динамика растительных зон Западной Сибири в плиоцене и четвертичном периоде. В кн.: Проблемы четвертичной геологии Сибири. М., Наука. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. М.; Л., Изд. АН СССР. — Горчаковский П. Л. (1954). Пихтовая тайга Среднего Урала. Зап. Уральск. отд. ВГО, 1. — Гричук М. П. (1959). Результаты палеоботанического изучения четвертичных отложений Приангарья. В кн.: Ледниковый период на территории европейской части СССР и в Сибири. М., Изд. МГУ. — Гричук М. П. (1961а). Основные черты изменения растительного покрова Сибири в течение четвертичного периода. В кн.: Палеогеография четвертичного периода СССР. М., Изд. МГУ. — Гричук М. П. (1961б). Об основных чертах развития природы южной части Западно-Сибирской низменности и стратиграфическом расчленении четвертичных отложений. В кн.: Материалы совещания по изучению четвертичного периода, 3. М., Изд. МГУ. — Гроссет Г. Э. (1962). Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена. Бюл. МОИП, отд. биол., 17, 3. — Гудошников С. В. (1976). Флора листостебельных мхов Кузедеевского липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау. Бот. ж., 61, 5. — Гудошников С. В. (1978). Познание природы черневой тайги на основе анализа ее бриофлоры. Бот. ж., 63, 1. — Диви Е. (1969).

Палеогеография суши в плейстоцене. В кн.: Четвертичный период в США, 2. М., Мир. — Дорофеев П. И. (1956). О находке третичной флоры на Алтае. ДАН СССР, 109, 5. — Дорофеев П. И. (1963). Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л., Изд. АН СССР. — Дорофеев П. И. (1965). О некоторых проблемах истории флоры. Бот. ж., 50, 11. — Дорофеев П. И. (1969). Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. М.; Л., Изд. АН СССР. — Дорофеев П. И. (1970). Третичные флоры Урала. Л., Наука. — Дорофеев П. И. (1972). Третичные флоры бассейна р. Омолой. В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л., Наука. — Дубинкин С. В., Адаменко О. М. (1968). Спускались ли четвертичные ледники Горного Алтая в районы его предгорий? В кн.: Кайнозой Западной Сибири. Новосибирск, Наука. — Дылис Н. В. (1962). К фитоценологии темнохвойных лесов восточной окраины Тибетского нагорья. Пробл. бот., 4. — Ефимцев Н. А. (1961). О характере и количестве оледенений Горного Алтая и Саян. В кн.: Вопросы геологии антропогена. К VI конгрессу JNQUA (Польша, 1961). — Завадский К. М., Колчинский Э. И. (1977). Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л., Наука. — Корнилова В. С. (1966). Очерк истории флоры и растительности Казахстана. В кн.: Растительный покров Казахстана, I. Алма-Ата. — Крылов Г. В. (1957). Природа лесов Западной Сибири и направление использования и улучшения лесных богатств. Тр. по лесн. хоз. Сибири. 3. — Крылов П. Н. (1898). Тайга с естественно-исторической точки зрения. Томск. — Лазаренко А. С. (1944). Неморальный элемент бриофлоры Советского Дальнего Востока. Сов. бот., 6. — Малолетко А. М. (1965). Палеогеография Салаирского кряжа в мезокайнозое. Автореф. канд. дис. Томск. — Маценко А. Е. (1964). Пихты восточного полушария. В кн.: Флора и систематика высших растений, Тр. БИНа, 13. — Нащокин В. Д. (1963). История лесной растительности Красноярского края в антропогене. В кн.: Материалы по изучению лесов в Сибири и Дальнем Востоке. Красноярск, Изд. СО АН СССР. — Нащокин В. Д. (1975). Принцип актуализма в современной палеогеографии. В кн: История лесов Сибири в голоцене. Красноярск, Изд. Инст. леса и древ. СО АН СССР. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., Изд. АН СССР. — Нейштадт М. И., Тюлина Л. Н. (1936). К истории четвертичной и послечетвертичной флоры р. Майн, притока Анадыря. Тр. Арктического инст., 40. — Никитин П. А. (1948). Плиоценовые флоры с реки Оби в районе Томска. ДАН СССР, 61, 6. — Никитин В. П. (1968). К вопросу о палеогеографии позднего палеогена и неогена Западной Сибири по данным карпологии. В кн.: Кайнозой Западной Сибири. Новосибирск, Наука. — Орлов А. Я. (1951). Темнохвойные леса Северного Кавказа. М., Изд. АН СССР. — Павлов Н. В. (1965). Ботаническая география зарубежных стран, 1 и 2. М., Высшая школа. — Попов М. Г. (1949). Очерк растительности и флоры Карпат. М., Изд. МОИП. — Попов М. Г. (1957). К вопросу о происхождении тайги. В кн.: Сб. статей по результатам исследований в области лесного хозяйства и лесной промышленности в таежной зоне СССР. М.; Л., Изд. АН СССР. — Раюшкина Г. С. (1968). Ископаемые хвойные (сем. *Pinaceae*) верховьев Бухтармы. В кн.: Биология и география, 4. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — Раюшкина Г. С. (1975). Обзор хвойных из олигоценовых отложений Казахстана. В кн.: Новости палеоботаники Казахстана. Алма-Ата, Наука. — Ревердатто В. В. (1940). Об основных моментах развития послетретичной флоры Средней Сибири. Сов. бот., 2. — Савич-Любицкая Л. И., Абрамов И. И. (1958). Геологическая летопись мохообразных. Бот. ж., 43, 10. — Синицын В. М. (1962). Палеогеография Азии. М.; Л., Изд. АН СССР. — Соснин Л. И. (1939). Типы леса Кавказского государственного заповедника. Тр. Кавказск. гос. зап., 2. — Сочава В. Б. (1930). К фитосоциологии темнохвойного леса. Журн. Русск. бот. общ., 15, 1—2. — Сочава В. Б. (1944). О генезисе и фитосоциологии аянского темнохвойного леса. Бот. ж., 29, 5. — Сочава В. Б. (1946). Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса. Мат. по ист. фл. и раст. СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Толмачев А. И. (1943). К вопросу о происхождении тайги как зонального растительного ландшафта. Сов. бот., 4. — Толмачев А. И. (1949). Еще несколько мыслей о происхождении тайги. Изв. ВГО, 81, 1. — Толмачев А. И. (1951). О некоторых архаичных растениях тайги, их экологической и исторической обусловленности. В кн.: Памяти П. Н. Крылова. Томск, Изд. ТГУ. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., Изд. АН СССР. — Чумаков И. С. (1965). Кайнозой Рудного Алтая. М., Наука. — Шафер В. (1956). Основы общей географии растений. М., ИЛ. — Щукина Е. Н. (1960). Закономерности размещения четвертичных отложений и стратиграфия их на территории Алтая. Тр. Геол. инст. АН СССР, 26. — Юрцев Б. А. (1972). Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований. Бот. ж., 57, 11. — Schmalhausen I. (1887). Über Tertiare Pflanzen aus dem Thale des Flusses Buchtorma am Fusse des Altaigebirges. Paleontographica, Bd. 33. — Simpson G. (1970). Uniformitarianism. An inquiry into principle, theory and method in geohistory and biohistory. In: Essays in evolution and genetics in honour of Th. Dobzhansky. Philadelphia. — Szafer W. (1947). Flora pliocenska z Kroscienka n. Dunajcem, II. Krakow. — Szafran B. (1949). Mosses from the pliocene deposits of Kroscienko in Poland. Bul. Ind. l'Acad. Polon. sci., mathem. et natur., Ser. B, 1—10.

Томский государственный педагогический институт. Получено 30 I 1978.

SUMMARY

The origin of the mountain taiga with *Abies sibirica* — the relict Pleocene formation has been discussed. The palaeobotanical data have been used to establish the role of *Abies sibirica* as an edificator of the mountain taiga as well as to determine floristic composition of arcto-tertiary forest, from which the taiga originated.

The zonal structure of the Neogene vegetative cover in the mountains in the south of Siberia has been reconstructed on the basis of the actualistic method. The probable trends in the evolution of the quaternary mountain taiga with *Abies sibirica* have been followed.

УДК 581.9 (470.13)

В. А. Мартыненко, В. М. Шмидт

БИОМЕТРИЧЕСКОЕ СРАВНЕНИЕ БОРЕАЛЬНЫХ КОНКРЕТНЫХ ФЛОР КОМИ АССР

V. A. MARTINENKO, V. M. SCHMIDT. BIOMETRICAL COMPARISON OF BOREAL CONCRETE FLORAS OF KOMI ASSR

Изучение 12 конкретных флор, расположенных в таежной зоне на территории Коми АССР, позволило выполнить их биометрическое сравнение по ряду признаков флористического богатства, таксономического состава и систематической структуры. Методика состояла в расчете коэффициентов сходства и коэффициентов корреляции с последующим построением дендритов «максимального корреляционного пути» и выделением плеяд сходных по тому или иному признаку конкретных флор. Наиболее четкая группировка этих близких по составу и структуре флор достигнута по признакам таксономического состава. Четыре более северные по своему положению флоры (Усть-Цильма, Печора, Ухта и Кослан) заметно обособлены от остальных флор, но в то же время значительно отличаются и друг от друга, не образуя плеяды по большинству признаков. Южные флоры составляют более монолитную группу. Из признаков систематической структуры сравниваемые флоры сильнее различаются набором ведущих родов, нежели набором ведущих по числу видов и по числу родов семейств. Полученные результаты должны способствовать выполнению флористического районирования территории республики.

В соответствии с флористическим районированием А. Л. Тахтаджяна (1978) территория Коми АССР лежит в пределах Североевропейской и Западносибирской провинций Циркумбореальной области, граница между которыми проводится по Тиманскому кряжу и Верхнекамской возвышенности, пересекая республику в общем направлении с севера на юг примерно по линии: Мыла (западнее Усть-Цильмы)—Ропча (юго-западнее Ухты)—Помоздино.

Нельзя отрицать влияния древнего Тиманского кряжа на состав флоры, однако он невысок (максимальная высота 463 м над ур. м.) и вряд ли является флористическим рубежом высокого ранга, ибо даже Урал с его единственной на всем протяжении от Белого моря до Енисея горной флорой не служит границей между флористическими провинциями.

Отметим также, что мы разделяем мнение исследователей (Толмачев, 1974; Ребристая, 1977; Юрцев и др., 1978), возражающих против снижения в ранге Арктической флористической области до уровня провинции Циркумбореальной области (Тахтаджян, 1978). Обсуждение этого вопроса не входит в задачу данной статьи, но мы должны указать на свое отношение к нему, так как именно к Арктической флористической области принадлежит крайний северо-восток Коми АССР (территория к северу от Усть-Воркуты). О. В. Ребристая (1977) показала, что граница между Арктической и Бореальной флористическими областями проходит здесь южнее слияния рек Большой и Малой Усы и г. Воркуты, определяясь рядом флористических показателей: уровнем флористического богатства, особенностями систематической структуры флор, соотношением широтных географических групп. В отношении систематической структуры это было доказано статистическими методами (Ребристая, Шмидт, 1972).

Среди конкретных флор, изученных Ребристой на востоке Большеземельской тундры, три (Воркута, Хальмер-Ю и верховья Кары) расположены в северо-восточном углу Коми АССР, в подзоне кустарниковых тундр. Первая из них охарактеризована как южный, а две другие — как северный варианты гипоарктических конкретных флор. Процентное соотношение видов арктической (арктические+арктоальпийские виды) и бореальной (гипоарктические+бореальные виды) фракций во флоре Хальмер-Ю составляет 47 : 53, а во флоре верховьев Кары — 49 : 51, причем собственно бореальных видов в этих флорах насчитывается лишь 29 и 27% соответственно (Ребристая, 1977). Ниже мы увидим, что в бореальных конкретных флорах Коми АССР соотношение широтных групп совершенно иное.

Вся остальная территория республики лежит в пределах Бореальной флористической области (Толмачев, 1974), и ее следует относить к Евросибирской подобласти и Европейско-Западносибирской провинции последней, простирающейся от Кольского п-ова до Енисея.

Тиманский кряж делит территорию Коми АССР на Центральную и Тимано-Уральскую геоморфологические провинции (Калецкая и др., 1966), имеющие преимущественно равнинный, но на востоке — горный характер. Климат таежной зоны умеренный, с продолжительной зимой и коротким прохладным летом. Арктический воздух, вторгающийся зимой и летом со стороны Ледовитого океана, оказывает существенное влияние на температурный режим. Радиационный баланс довольно низок и уменьшается с 25 ккал/см² год на юге до 15 на севере республики. Относительная влажность воздуха постоянно высока и составляет 75—90%, возрастая к северу. Годовое количество осадков от 500 до 700 мм. Повышенная влажность, невысокие летние температуры и соответствующий растительный покров способствуют формированию почв подзолистого типа: глеево-подзолистых в северной, типично подзолистых в средней и дерново-подзолистых в южной тайге. На Тимане развиваются маломощные слабо оподзоленные почвы с дерновым гумусонакоплением.

Все изученные конкретные флоры располагаются в пределах Восточноевропейской геоботанической провинции Европейско-Сибирской темнохвойной лесной подобласти («Геоботаническое районирование СССР», 1947). Основной зональной формацией являются еловые леса из *Picea obovata* Ledeb. В северной тайге господствуют воронично-черничные, воронично-брусничные и зеленомошные ельники; значительные площади водоразделов заболочены и покрыты долгомошными и сфагновыми ельниками. В средней тайге заболоченность ниже, а ведущую роль играют черничные, брусничные и зеленомошные ельники. На хорошо дренированных почвах речных долин местами отмечается заметная примесь *Abies sibirica* Ledeb. На Тимане и в прилежащих к нему районах встречается *Larix sibirica* Ledeb., а в восточной части территории наблюдается примесь *Pinus sibirica* Du Tour. Для подзоны южной тайги характерны ельники кисличные и черничные, а на более богатых почвах — сложные ельники с кустарниками, угнетенной *Tilia cordata* Mill. и пышным травяным покровом. Заболоченных лесов здесь мало.

В связи с интенсивными лесозаготовками во всех подзонах велики площади вторичных хвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов, в которых основную роль играет береза, а иногда — осина. Сосновые леса занимают боровые террасы, флювиогляциальные равнины, изредка — заболоченные водоразделы. Значительные пространства притеррасных частей пойм, а также водоразделов заняты болотами верхового и переходного типов, площади их к северу возрастают.

Наличие крупных рек — Печора, Мезень, Вычегда, Сысола и другие — с хорошо развитыми поймами и выраженным аллювиальным процессом обусловливает развитие значительных массивов пойменных лугов с богатой флорой. Для подзон южной и отчасти средней тайги характерны также суходольные луга на водоразделах.

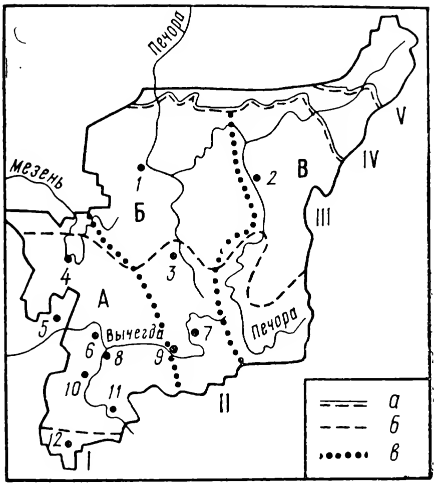


Рис. 1. Подзональное и подпровинциальное положение изученных конкретных флор.

I — южная подзона тайги, *II* — средняя, *III* — северная; *IV* — лесотундра; *V* — тундра. Геоботанические подпровинции Восточно-Европейской провинции (по: Юдин, 1954): *А* — Вычегодско-Мезенская, *Б* — Тимано-Печорская, *В* — Печоро-Уральская. Границы: *а* — зон, *б* — подзон, *в* — подпровинций. Конкретные флоры: *1* — Усть-Цильма, *2* — Печора, *3* — Ухта, *4* — Кослан, *5* — Яренск, *6* — Палевицы, *7* — Помоздино, *8* — Сыктывкар, *9* — Усть-Кулом, *10* — Визинга, *11* — Койгородок, *12* — Летка.

Прибрежно-водная и сорная растительность республики достаточно разнообразна. Особый интерес представляют известняковые обнажения, на которых сохраняются реликтовые виды разного возраста и происхождения.

Изучение конкретных флор, положение которых показано на рис. 1, в течение ряда лет проводилось В. А. Мартыненко (Мартыненко, 1965, 1966, 1973, 1974; Мартыненко, Шоленинова, 1968; Мартыненко и др., 1971, 1972); значительная часть материала в окрестностях сел Палевицы, Усть -Кулом и Помоздино собрана Н. С. Котелиной, Т. П. Шолениновой и А. Н. Лащенковой. Одна флора (Яренск) расположена на территории Архангельской обл. у самой границы с Коми АССР и также включена в исследование.

Северотаежные конкретные флоры Усть-Цильмы и Печоры и среднетаежная флора Ухты относятся к Печорскому, южнотаежная флора Летки — к Волжско-Камскому, а все остальные среднетаежные флоры — к Северодвинскому и Мезенскому (Кослан) речным бассейнам. В окрестностях указанных на рис. 1 пунктов конкретные флоры изучались в радиусе 10—15 км: опыт показывает, что соответствующая этим цифрам площадь обеспечивает достаточно полное выявление видового состава флор в условиях лесной зоны и их сопоставимость с конкретными флорами как более северного, так и более южного положений (Шмидт, 1972, 1976, 1977, 1979, 1980).

Ниже приводится краткая характеристика конкретных флор; присвоенная им нумерация сохранена далее во всех таблицах и на рисунках.

Подзона северной тайги

1. Усть-Цильма. Территория флоры охватывает долину р. Печоры и водораздельные участки в окрестностях одноименного районного центра. Местность равнинная, местами слабо возвышенная, с грядово-холмистым рельефом. Водораздельные ельники по мере удаления от реки заболочены, в депрессиях развиты верховые болота. Встречаются тундроподобные участки ерников. На дренированных почвах наблюдается примесь лиственницы. Левый берег Печоры занят остатками древнеаллювиальных террас, покрытых лишайниковыми сосновыми борами; пониженные участки долины и острова богаты луговыми угодьями, чередующимися с ивняками.

2. Печора. Изученная флора расположена западнее г. Печора в окрестностях ст. Кожва, охватывает водораздел и долину р. Печоры, представляя собою пологоувалистую, значительно заболоченную равнину.

На торфяно-глеево-подзолистых почвах — заболоченные ельники, на песчаных почвах — сосняки. Много верховых болот. В притеррасных частях поймы развиты переходные и низинные болота, в средних частях поймы луга чередуются с лесами из ели с примесью пихты или иногда лиственницы, с березняками. На низких уровнях поймы и островах — ивняки и луга.

Подзона средней тайги

3. Ухта. Исследовались окрестности пос. Водный западнее г. Ухта. Протекающая здесь р. Ухта прорезает среднюю часть Тиманского кряжа. Коренные берега часто обрывистые, с выходами карбонатных пород. Пойма реки выражена слабо, луга образуют узкие полосы перед стеной леса, иногда вместо них развиты ивняки с примесью черемухи и смородины. На мезофильных лугах встречается *Paeonia anomala* L. Песчаные почвы древнеаллювиальных террас заняты сосняками, склоны с выходами карбонатных пород — лиственничниками с мощным травяным покровом. На междуречьях обычны ельники зеленомошные и долгомошные. Много вторичных смешанных лесов с березой.

4. Кослан. Территория флоры охватывает окрестности пос. Усогорск к западу от с. Кослан и представляет собою холмистую моренную равнину, примыкающую к западному склону Тимана. Возвышенные междуречья и дренированные участки долин рек Уса и Мезень заняты зеленомошно-долгомошными ельниками с вороникой, голубикой, черникой и брусникой. Отмечается примесь сосны, березы, лиственницы. В понижениях развиты заболоченные долгомошные ельники с ивами и багульником. Хорошо выраженные террасы заняты сосновыми борами с лишайниковым покровом, в депрессиях — сфагновыми и долгомошными сосняками. В долинах Мезени и ее притоков на аллювиально-дерновых почвах встречаются высокотравные смешанные леса, чередующиеся с лугами, ивняками и песчаными отмелями.

5. Яренск. Долина р. Вычегды, а также междуречья ее притоков Яренги и Кижмолы представляют собой волнистую равнину; правый берег Яренги и северный берег оз. Себентий имеют увалистый характер. На водоразделах распространены чернично-зеленомошные ельники, смешанные леса (на суглинках), сосновые боры (на флювиогляциальных песках). Много суходольных лугов и пашен. Долины малых рек заняты смешанными лесами, заболоченными сосняками или небольшими болотцами с багульником; ближе к руслу обычно расположены сероольшатники и узкие полоски лугов. В хвойных пойменных лесах имеется примесь пихты, иногда встречаются участки чистых пихтарников. Значительные площади лугов располагаются в пойме Вычегды, вдоль русла уступая место хорошо развитым ивнякам.

6. Палевицы. В окрестностях с. Палевицы долина р. Вычегды очень широка. Террасы, состоящие из рыхлых четвертичных отложений и современного аллювия, сильно размываются, русло реки часто меняет свое положение. Большие площади (особенно в пойме левого берега Вычегды) заняты лугами, однако облесенность поймы остается высокой. Здесь встречаются ельники и сосняки зеленомошные, смешанные леса, заболоченные осоково-сфагновые лесные сообщества. Луга отличаются значительной закустаренностью, в притеррасной части поймы они сменяются низинными болотами, в прирусловой — ивняками. Значительные площади в долине и на водоразделах распаханы.

7. Помоздино. Район флоры расположен в верхнем течении р. Вычегды, в отрогах южного Тимана. Слабо развитая пойма Вычегды сильно облесена еловыми и елово-пихтовыми лесами, между которыми располагаются участки лугов с заметным включением лесных видов (*Rubus saxatilis* L., *Equisetum sylvaticum* L.). На террасах — сухие сосновые боры, в депрессиях — верховые болота. Дренированные участки

междуречий также заняты сосняками, легко заболачивающимися в условиях ухудшения дренажа. В местах выхода карбонатных пород (р. Помоз и др.) имеются реликтовые комплексы.

8. Сыктывкар. Хорошо развитые поймы рек Сысолы и Вычегды заняты лугами, низинными болотами (в притеррасной зоне), смешанными лесами, ивняками. В пойме Сысолы процессы заболачивания выражены сильнее, приречные склоны имеют лощинно-увалистый характер, достигая высоты 80—160 м над ур. м. Вне долины растительность представлена вторичными елово-березовыми, елово-осиновыми лесами, зеленомошными и сфагново-долгомошными ельниками, часто с примесью пихты. Междуречья Вычегды имеют высоты 100—120 м и представляют собою размытую пологоувалистую равнину с господством разного типа ельников и сосновых (в понижениях заболоченных) лесов. Довольно много суходольных лугов, пашен и вырубок.

9. Усть-Кулом. Территория флоры расположена в окрестностях с. Усть-Кулом и занимает обширную низину, прилегающую к р. Вычегде и окаймленную рядом возвышенностей — парм, покрытых зеленомошными, кисличными и папоротниковыми еловыми лесами. Заболоченных лесов и болот здесь немного. Террасы заняты сосновыми борами. Пойма Вычегды достаточно развита, но облесенность ее достигает 40%: встречаются травянистые ельники с примесью пихты, березняки и ивняки. Между ними расположены массивы лугов. По мере удаления от реки увеличиваются площади, занятые дернисто-осоковыми и щучковыми лугами, а также заболоченными лесами смешанного состава.

10. Визинга. Район флоры охватывает окрестности с. Визинга, нижнее течение рек Большой и Малой Визинги и отрезок р. Сысолы при их впадении в нее. По своему рельефу это — пологоволнистая, снижающаяся к северу равнина; в долинах рек — моренные супеси и флювиогляциальные пески, на междуречьях — суглинки. Наличие песков и супесей способствовало развитию сосновых лесов, которые к настоящему времени сильно пострадали от вырубок. На междуречьях основную роль играют зеленомошные ельники, местами заболоченные. Склоны коренных берегов покрыты еловыми и елово-березовыми лесами с участием пихты. Притеррасная часть пойм занята низинными болотами и заболоченными смешанными лесами. Центральная часть пойм представляет собой луговые угодья, иногда закустаренные и закочкаренные, часто с высоким обилием щучки. В прирусловой зоне пойм обычны хорошо развитые ивняки и злаково-разнотравные луга.

11. Койгородок. Район флоры расположен на крайнем юге средней тайги и занимает окрестности пос. Койгородок в верхнем течении р. Сысолы. Водоразделы — холмисто-увалистые возвышенности, покрытые моренными суглинками — южнее переходят в Северные Увалы со средней высотой 180—200 м над ур. м. В долине Сысолы — флювиогляциальные пески. Территория значительно освоена в сельскохозяйственном отношении. На междуречьях характерны еловые леса с примесью березы и пихты, в основном — зеленомошные. На наиболее дренированных участках развиты ельники кисличные, а иногда — кустарничковые, в подлеске которых наряду с жимолостью и шиповником встречается *Tilia cordata*. Сосняки располагаются на боровых террасах и супесчаных почвах водоразделов. По сравнению с более северными флорами резко уменьшены площади, занятые болотами и заболоченными лесами. Много вторичных смешанных лесов, а также чистых березняков и осинников. Пойма верхнего течения Сысолы слабо разработана, сильно облесена. Встречаются еловые травянистые и смешанные леса, ивняки, щучковые и злаково-разнотравные луга. В травяном покрове лесов присутствуют неморальные виды (например, *Asarum europaeum* L.).

Подзона южной тайги

12. Летка. Изученный район охватывает окрестности с. Летка на реке того же названия и располагается в Северных Увалах с высотами 150—200 м над ур. м. Почвы в основном суглинистые, реже песчаные. На водоразделах развиты черничные и брусничные ельники с участием пихты, в понижениях — ельники долгомошные. Много осиновых, березовых и елово-березовых лесов, суходольных лугов. Боровые террасы покрыты лишайниковыми, черничными и брусничными сосняками. Значительная часть поймы р. Летки распахана, но заливные луга имеются как на левом, так и на пониженных участках правого берега. В притеррасной части неширокой в общем поймы встречаются низинные осоковые болота. Примесь липы отмечена в еловых и смешанных лесах поймы и водораздела. Вместе с ней встречаются и некоторые травянистые неморальные виды.

Основные показатели флористического богатства и систематического разнообразия изученных флор отражены в табл. 1. Наиболее высокие значения показателей флористического богатства свойственны конкретной флоре окрестностей Сыктывкара, что обусловлено большим разнообразием вторичных растительных группировок, возникших под влиянием антропогенного фактора и более богатых во флористическом отношении, а также интенсивным заносом сорных и случайных видов. Уровень флористического богатства остальных конкретных флор связан с их принадлежностью к разным подзонам и разным речным бассейнам. Флоры южной (Летка) и юга средней (Койгородок, Визинга) тайги содержат 475—485 видов, принадлежащих к 234—250 родам и 75—78 семействам. В среднем течении Вычегды (Палевицы) эти показатели снижаются (450 видов, 239 родов, 75 семейств), однако верхневычегодские флоры (Усть-Кулом, Помоздино) флористически несколько богаче за счет влияния отрогов южного Тимана с выходами карбонатных пород и наличием реликтовых комплексов. На севере подзоны средней тайги (Ухта, Кослан) показатели флористического богатства заметно снижаются (число видов и родов во флоре Кослана, вероятно, несколько занижено из-за недобора весенних и раннелетних растений). Наименьшие значения показателей флористического богатства присущи северотаежной конкретной флоре Усть-Цильмы (406 видов, 206 родов, 63 семейства).

Таким образом, если не учитывать обогащения флоры Сыктывкара под воздействием человека, то число видов в конкретных флорах в зависимости от их подзонального положения (и отчасти от принадлежности к разным речным бассейнам) колеблется от 406 до 509, число родов — от 206 до 250 и число семейств — от 63 до 78, причем меньшие цифры характеризуют самую северную флору Усть-Цильмы, а бо́льшие — одну из южных флор (Усть-Кулом, Койгородок, Визингу или Летку).

Что касается «пропорций флоры» и других показателей систематического разнообразия, то их значения единообразны (особенно это относится к показателю в/р). Можно отметить лишь медленное повышение с севера на юг числа спайнолепестных и уменьшение числа видов в 10 ведущих семействах.

Соотношение широтных и долготных групп видов в изученных флорах показано в табл. 2. Как видно, из широтных групп во всех флорах абсолютно преобладает бореальная, составляющая 71—79% видов в каждой конкретной флоре. Второе место во всех флорах занимает плюризональная группа, включающая в себя в основном широко распространенные водные и сорные виды растений. Максимальный показатель участия этой группы (16.6%) отмечен для флоры Сыктывкара, минимальный (9.3%) — для самой северной флоры Усть-Цильмы. Соотношение северных (арктической, арктоальпийской, гипоарктической) и южных (неморальной, лесостепной) широтных групп определяется в основном подзональным положением конкретных флор, а также орографическими факторами (Тиман-

ТАБЛИЦА 1

Показатели флористического богатства и систематического разнообразия конкретных флор Коми АССР

Показатели	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Усть-Цильма	Печора	Ухта	Кослан	Яренск	Палевицы	Помоз-дино	Сыктыв-кар	Усть-Кулом	Вивинга	Койго-родок	Летка
Число видов	406	416	422	411	447	450	487	595	509	475	485	482
Число родов	206	224	222	215	240	239	248	282	243	234	250	243
Число семейств	63	66	64	69	75	75	74	80	74	78	75	78
Среднее число видов в семействе (в/с)	6.4	6.3	6.6	6.0	6.0	6.0	6.6	7.4	6.9	6.1	6.5	6.2
Среднее число родов в семействе (р/с)	3.3	3.4	3.5	3.1	3.2	3.2	3.4	3.5	3.3	3.0	3.3	3.1
Среднее число видов в роде (в/р)	2.0	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	2.1	2.1	2.0	1.9	2.0
Число однодольных, %	27	22	27	29	24	26	28	27	29	28	24	26
Число спайнолепестных, %	38	38	37	41	39	42	37	40	40	40	43	42
Число видов в 10 ведущих семействах, %	59	57	56	56	56	55	56	56	55	55	55	56
Отношение числа видов *Asteraceae*/*Poaceae*	1.0	1.1	1.0	1.2	1.4	1.1	1.1	1.1	1.2	1.1	1.2	1.3

ТАБЛИЦА 2

Участие широтных и долготных географических групп видов в конкретных флорах Коми АССР (в %)

Географические группы	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Усть-Цильма	Печора	Ухта	Кослан	Яренск	Пале-вицы	Помоз-дино	Сыктыв-кар	Усть-Кулом	Визинга	Койго-родок	Летка
Широтные группы												
Арктическая	0.5	0.2	—	—	0.2	—	0.2	—	—	—	—	—
Арктоальпийская	3.2	2.9	1.9	2.4	1.1	0.4	1.4	0.6	1.2	0.6	—	0.2
Гипоарктическая	8.0	7.3	6.4	5.8	3.5	3.6	5.8	3.4	5.3	3.6	3.7	3.3
Бореальная	76.1	71.1	74.2	79.1	75.0	76.2	75.1	71.4	76.2	76.5	76.7	77.0
Лесостепная	1.7	5.3	2.1	1.2	3.4	3.3	2.9	3.8	2.2	2.2	2.9	2.1
Неморальная	1.2	1.2	2.6	0.7	3.4	2.5	1.9	4.2	2.2	3.2	4.3	4.4
Плюризональная	9.3	12.0	12.8	10.8	13.4	14.0	12.7	16.6	12.9	13.9	12.4	13.0
Долготные группы												
Европейская	15.5	18.5	17.7	17.3	22.8	23.1	18.7	24.7	20.6	22.3	24.1	26.6
Азиатская	9.9	8.4	6.4	5.8	4.5	4.2	6.6	4.2	5.7	4.2	4.9	4.4
Евразиатская	37.1	39.9	39.6	41.6	40.3	40.0	37.1	36.8	39.1	37.7	37.8	36.7
Голарктическая	32.8	30.0	32.0	29.9	28.4	27.6	32.9	29.6	30.1	30.9	29.3	28.4
«Космополитная»	4.7	3.2	4.3	5.4	4.0	5.1	4.7	4.7	4.5	4.9	3.9	3.9

ский кряж, близость Урала), историческими причинами и современной миграцией видов. Представители арктической группы видов присутствуют в подзоне северной тайги (Усть-Цильма, Печора); по одному виду отмечено в среднетаежных флорах Яренска и Помоздино, где они имеют реликтовый характер (*Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers., *Astragalus subpolaris* Boriss. et Schischk.). Участие арктоальпийской группы в северотаежных флорах не превышает 2.9—3.2%, к югу этот показатель снижается до 0.2—

0.6% (Летка, Визинга), а во флоре Койгородка виды данной группы вообще отсутствуют. Гипоарктическая группа в северотаежных флорах составляет 7.3—8.0, на севере средней тайги — около 6, на южном Тимане несколько более 5%. В остальных флорах ее участие не достигает 4%.

Наибольшее число неморальных видов отмечено (Мартыненко, 1976) на юго-западе территории, где они составляют 3.2—4.3% видового состава отдельных конкретных флор. На верхней Вычегде и в Ухте этот показатель не превышает 1.9—2.6, на Мезени и в северной тайге — 0.7—1.2%. В распространении лесостепных (включая степные) видов (Мартыненко, 1977) такая закономерность не наблюдается. Максимальное их число отмечено во флоре Печоры (5.3%), что связано, очевидно, с интенсивным их продвижением из южных районов страны по железной дороге (*Achillea nobilis* L., *Anthemis ruthenica* Bieb. и др.). В остальных флорах участие этой группы составляет 1.2—3.8%.

Приведенные данные (особенно соотношение объема арктической и бореальной фракций) свидетельствуют о принадлежности рассматриваемых нами флор к группе бореальных таежных конкретных флор.

Что касается долготных групп, то во всех конкретных флорах преобладают виды с голарктическим и евразиатским типами ареала, составляющие 65—72% видового состава каждой флоры. Число европейских видов возрастает в общем направлении с северо-востока на юго-запад от 15.5% (Усть-Цильма) до 26.6 (Летка). В отношении азиатских (преимущественно сибирских) видов наблюдается противоположная тенденция: наиболее богаты ими две северные флоры (Усть-Цильма — 9.9%, Печора — 8.4%), однако обращает на себя внимание некоторая обедненность видами этой группы средневычегодских флор (4.2% в конкретных флорах Палевиц, Сыктывкара и Визинги). «Космополитный» тип ареала имеют 3.2—5.4% видов каждой из флор.

Перейдем к биометрическому сравнению изученных конкретных флор по признакам таксономического состава и систематической структуры, которое выполнялось с помощью неоднократно испытанной методики (Заки, Шмидт, 1972; Ребристая, Шмидт, 1972; Шмидт, 1974а, б; 1975а, б; 1980).

При сравнении таксономического состава конкретных флор учитывались 4 признака: состав бореальной группы видов, общие видовой, родовой и семейственный составы. В качестве меры сходства использовался коэффициент Жаккара *K* (Jaccard, 1901), имеющий по сравнению с другими показателями подобного рода более четкое математическое обоснование (Тамарин, Шмидт, 1975; Зайцев, 1979). Рассчитанные значения этого

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты Жаккара (нуль целых везде опущен), показывающие степень сходства конкретных флор Коми АССР по составу бореальной группы видов (А) и по общему видовому составу (Б)

Флоры		Б											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	1	—	59	60	61	56	55	60	51	58	55	53	52
	2	64	—	60	57	55	53	56	50	54	52	51	50
	3	61	63	—	52	60	60	64	58	62	60	56	56
	4	62	62	66	—	63	62	64	60	65	63	60	57
	5	61	62	63	69	—	70	67	66	66	69	64	63
А	6	56	59	60	66	73	—	65	68	70	71	71	66
	7	60	63	67	68	70	66	—	64	70	66	64	60
	8	59	58	61	60	70	71	71	—	70	71	69	67
	9	62	60	66	70	70	72	73	75	—	70	68	67
	10	61	59	61	68	72	71	70	76	75	—	73	73
	11	60	61	58	65	68	73	68	74	74	75	—	73
	12	60	58	62	62	68	67	66	73	72	76	77	—

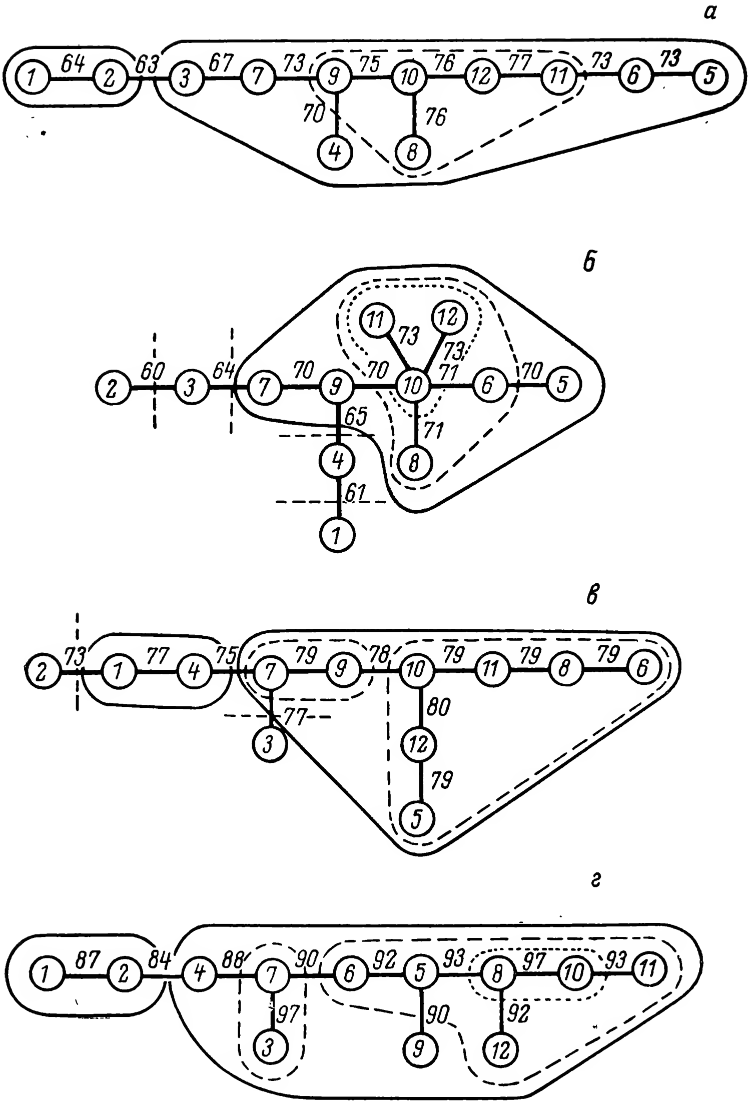


Рис. 2. Дендриты и плеяды, отражающие степень сходства конкретных флор по признакам систематического состава.

а — по составу бореальной группы видов, *б* — по общему видовому составу, *в* — по составу родов, *г* — по составу семейств. Здесь и на рис. 3 *сплошными линиями* обведены плеяды первого порядка, *штриховыми* и *точечными* — плеяды второго и третьего порядков, нумерация флор дана в соответствии с рис. 1. *Цифры у линий* — значения коэффициентов Жаккара (нуль целых везде опущен).

коэффициента приведены в табл. 3 и 4. Полученные для каждого из признаков дендрит и наиболее характерные из выделенных плеяд[1] изображены на рис. 2.

Как видно из рис. 2, последовательность «сцепления» флор и конфигурация самих дендритов, построенных для разных признаков, неодинаковы. Тем не менее в строении дендритов заметны и некоторые общие черты, выражающиеся, например, в одинаковых сочетаниях наиболее близких по своему составу флор. Важнее, однако, то, что четыре северных флоры (Усть-Цильма, Печора, Кослан, Ухта) обнаруживают явно меньшее сходство с остальными флорами, которые по всем признакам таксономического состава образуют четко выраженную плеяду.

---

[1] Техника выделения плеяд описана в работах Заки, Шмидт (1972); Ребристая, Шмидт (1972); Шмидт (1980).

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты Жаккара (нуль целых везде опущен), показывающие степень сходства конкретных флор Коми АССР по родовому составу (А) и по составу семейств (Б)

Флоры		Б											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
А	1	—	87	78	83	79	79	78	76	80	78	79	76
	2	73	—	80	84	83	80	81	78	81	77	80	77
	3	74	72	—	82	77	82	97	80	84	79	78	79
	4	77	70	73	—	84	87	88	81	88	83	82	83
	5	68	68	74	73	—	92	90	93	90	93	92	88
	6	66	63	69	72	78	—	90	89	88	86	87	86
	7	70	70	77	75	77	76	—	88	89	87	86	83
	8	62	64	70	68	73	79	76	—	88	97	90	92
	9	70	73	70	74	73	76	79	75	—	85	86	90
	10	64	64	69	72	75	75	75	78	78	—	93	87
	11	63	65	65	68	75	77	72	79	74	79	—	86
	12	62	60	65	69	79	78	72	78	77	80	78	—

Указанное обстоятельство позволяет разделить изученные конкретные флоры на две группы: северную (Печоро-Мезенскую) и южную (Летко-Сысоло-Вычегодскую). Эти две группы неравноценны по степени своей целостности. Флоры северной группы характеризуются не только отличием от флор южной группы, но одновременно заметно отличаются по таксономическому составу и друг от друга. «Рыхлость» этой группы подчеркивается тем, что входящие в ее состав флоры по признаку сходства общего видового состава (рис. 2, *б*) никаких плеяд не образуют, а по остальным признакам (рис. 2, *а*, *в*, *г*) лишь по две из четырех северных флор объединены в плеяды на относительно невысоком уровне сходства и легко распадаются при незначительном повышении минимального уровня связи в дендрите. Из числа флор северной и южной групп наибольшим сходством по признакам таксономического состава обладают соответственно флоры Ухты и Помоздино, которые по составу семейств (рис. 2, *г*) образуют даже плеяду второго порядка при очень высоком уровне сходства ($K=0.97$).

Что касается флор южной группы, то «костяк» плеяды составляют конкретные флоры Сыктывкара, Визинги, Койгородка и Летки, тогда как флоры Яренска, Палевиц и особенно Усть-Кулома по отдельным признакам таксономического состава выглядят более обособленными. Надо оговорить, однако, что последнее заключение в известной мере условно, ибо уровень сходства, на котором все флоры южной группы составляют единую плеяду, очень высок, а коэффициенты сходства входящих в нее флор мало отличаются своими значениями.

Следует также отметить, что минимальный уровень связи $K_{\min}$ в дендритах, изображенных на рис. 2, т. е. тот уровень, на котором все 12 флор составляют еще общую плеяду, неодинаков и тем выше, чем крупнее ранг таксонов, на которых основано сравнение. Так, при сравнении общего видового состава $K_{\min}=0.60$, при сравнении родового состава $K_{\min}=0.73$, а при сравнении состава семейств $K_{\min}=0.84$. Аналогичная закономерность выявляется и при подсчете среднего значения коэффициентов сходства $K_{\text{ср}}$ в исходных матрицах (табл. 3 и 4): среднее сходство $K_{\text{ср}}$ видового состава изученных флор составляет 0.62, родового состава — 0.72 и состава семейств 0.85. Таким образом, сравниваемые конкретные флоры в среднем больше различаются своим видовым составом (что говорит об их принадлежности к разным геоботаническим и флористическим выделам), слабее различаются родовым составом (что указывает на значительную общность истории флорогенеза в пределах достаточно обширной территории) и еще меньше — составом семейств (что естественно для флор, принадлежащих к одной флористической области).

При сравнении систематической структуры конкретных флор учитывались три признака: набор десяти ведущих по числу видов и по числу родов семейств и набор десяти наиболее крупных родов.

Как видно из табл. 5, десять ведущих по числу видов семейств представлены во флорах комбинациями из 13 семейств, причем первые четыре места почти во всех флорах в одинаковой последовательности занимают семейства *Asteraceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae* и *Rosaceae* (во флоре Ухты на первое место выходит сем. *Poaceae*, а во флоре Помоздино второе место принадлежит сем. *Cyperaceae*). Пятое место часто занимают сем. *Caryophyllaceae* или сем. *Ranunculaceae*, но их положение менее стабильно: во флорах Ухты и Летки гвоздичные опускаются на седьмое место, лютиковые занимают такое же место в четырех флорах, а во флоре Сыктывкара — даже восьмое место (в этой богатой заносными видами флоре 4—5 места делят семейства *Rosaceae* и *Brassicaceae*). Положение остальных семейств более изменчиво, однако нужно отметить следующее. Сем. *Scrophulariaceae* входит в состав десяти ведущих по числу видов семейств во всех флорах, тогда как другие семейства в головном спектре некоторых флор

ТАБЛИЦА 5

Ведущие по числу видов семейства в конкретных флорах Коми АССР

Семейство	1 Усть-Цильма		2 Печора		3 Ухта		4 Кослан		5 Яренск		5 Палевицы	
	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг
Asteraceae	43	1	42	1	42	2	43	1	52	1	43	1
Poaceae	42	2	40	2	44	1	37	2	36	2	39	2
Cyperaceae	31	3	25	3	31	3	32	3	32	3	31	3
Rosaceae	27	4	24	4.5	25	4	25	4	27	4	27	4
Caryophyllaceae	21	5	24	4.5	17	7	17	6.5	21	5.5	23	5
Ranunculaceae	19	6	19	6	24	5	18	5	18	7	18	7
Scrophulariaceae	15	7.5	17	8.5	13	9.5	17	6.5	15	9	19	6
Salicaceae	15	7.5	(11)	11.5	13	9.5	13	9	(10)	11.5	14	10
Polygonaceae	14	9	12	10	(11)	12	14	8	14	10	(11)	11
Brassicaceae	13	10	18	7	21	6	12	10	21	5.5	16	8
Fabaceae	(12)	11.5	17	8.5	15	8	(11)	11	16	8	15	9
Apiaceae	(12)	11.5	(11)	11.5	(12)	11	(9)	12	(10)	11.5	(10)	12.5
Lamiaceae	(9)	13	(9)	13	(9)	13	(7)	13	(9)	13	(10)	12.5

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

Семейство	7 Помоздино		8 Сыктывкар		9 Усть-Кулом		10 Визинга		11 Койгородок		12 Летка	
	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг
Asteraceae	45	1	60	1	50	1	47	1	48	1	56	1
Poaceae	40	3	54	2	43	2	44	2	40	2	42	2
Cyperaceae	41	2	42	3	39	3	36	3	33	3	35	3
Rosaceae	32	4	29	4.5	29	4	28	4	29	4	29	4
Caryophyllaceae	20	6	27	6	22	6.5	22	5	25	5	19	7
Ranunculaceae	25	5	24	8	24	5	19	7	21	7	25	5
Scrophulariaceae	18	8	25	7	22	6.5	20	6	22	6	20	6
Salicaceae	15	10	18	10	18	8	15	8.5	(10)	13	(12)	12
Polygonaceae	16	9	22	9	16	9.5	15	8.5	(13)	11.5	14	9
Brassicaceae	19	7	29	4.5	(14)	11	14	10	(13)	11.5	15	8
Fabaceae	(13)	11	(16)	11	16	9.5	(13)	11	18	8	(12)	12
Apiaceae	(10)	13	(13)	13	(11)	12.5	(10)	13	14	10	(12)	12
Lamiaceae	(11)	12	(15)	12	(11)	12.5	(11)	12	15	9	13	10

отсутствуют. Неустойчивым является положение семейств *Salicaceae*, *Polygonaceae*, *Fabaceae*. Сем. *Apiaceae* попадает в ведущую десятку семейств только во флоре Койгородка, а сем. *Lamiaceae* — только в двух наиболее южных флорах (Койгородок и Летка).

Десять ведущих по числу родов семейств представлены в изученных флорах комбинациями из 14 семейств (табл. 6), причем первые два места постоянно занимают семейства *Asteraceae* и *Poaceae*. Роль сем. *Rosaceae*, занимающего третье место во флоре Усть-Цильмы, в целом заметно снижается в южном направлении. Положение остальных семейств, из которых в ряде флор более высокие места занимают семейства *Apiaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* и *Ranunculaceae*, более изменчиво. Семейства *Lamiaceae* и *Scrophulariaceae* входят, однако, в состав ведущей десятки семейств во всех флорах, тогда как семейства *Orchidaceae*, *Boraginaceae*, *Fabaceae*, *Liliaceae* и *Polypodiaceae* попадают в нее лишь в отдельных флорах.

Набор десяти крупнейших родов в изученных флорах варьирует значительно сильнее, включая в себя в различных сочетаниях 20 родов

ТАБЛИЦА 6

Ведущие по числу родов семейства в конкретных флорах Коми АССР

Семейство	1 Усть-Цильма		2 Печора		3 Ухта		4 Кослан		5 Яренск		6 Палевицы	
	число родов	ранг	число родов	ранг	число родов	ранг	число родов	ранг	число родов	ранг	число родов	ранг
Asteraceae	26	1	25	1	27	1	25	1	33	1	28	1
Poaceae	20	2	24	2	23	2	19	2	23	2	22	2
Rosaceae	12	3	12	4.5	12	5	13	3	12	4	12	4.5
Apiaceae	11	4	10	7	10	6	9	6	11	5.5	9	6.5
Brassicaceae	10	5.5	13	3	16	3	12	4	16	3	12	4.5
Caryophyllaceae	10	5.5	12	4.5	9	7	9	6	11	5.5	14	3
Ranunculaceae	9	7	11	6	13	4	9	6	8	7.5	9	6.5
Lamiaceae	7	8	6	10	8	8	6	10	8	7.5	7	8.5
Scrophulariaceae	6	9	7	8.5	6	10.5	7	8	6	10.5	7	8.5
Orchidaceae	5	10.5	(4)	12.5	7	9	(5)	12	(4)	13	(5)	12.5
Boraginaceae	5	10.5	(4)	12.5	(2)	14	(2)	14	(3)	14	(4)	14
Fabaceae	(4)	12.5	7	8.5	6	10.5	6	10	7	9	6	10.5
Liliaceae	(4)	12.5	(2)	14	(4)	12	(4)	13	6	10.5	(5)	12.5
Polypodiaceae s. l.	(3)	14	(5)	11	(3)	13	6	10	(5)	12	6	10.5

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

Семейство	7 Помоздино		8 Сыктывкар		9 Усть-Кулом		10 Визинга		11 Койгородок		12 Летка	
	число родов	ранг	число родов	ранг	число родов	ранг	число родов	ранг	число родов	ранг	число родов	ранг
Asteraceae	27	1	33	1	30	1	30	1	29	1	31	1
Poaceae	24	2	28	2	24	2	26	2	23	2	23	2
Rosaceae	13	4.5	12	6	11	5.5	10	5	10	7	10	6
Apiaceae	9	8	12	6	10	7.5	9	6	13	4	11	4.5
Brassicaceae	14	3	19	3	12	3.5	11	3.5	11	5.5	14	3
Caryophyllaceae	12	6	14	4	11	5.5	11	3.5	14	3	11	4.5
Ranunculaceae	13	4.5	12	6	12	3.5	8	8	9	8	9	7.5
Lamiaceae	8	9	9	9	9	9	8	8	11	5.5	9	7.5
Scrophulariaceae	7	10	9	9	6	11	6	10.5	8	9	7	9
Orchidaceae	11	7	9	9	10	7.5	8	8	(5)	13	6	10.5
Boraginaceae	(3)	14	(2)	14	(1)	14	(2)	14	6	11	(3)	13.5
Fabaceae	(5)	12.5	(6)	12	6	11	(4)	12.5	6	11	(4)	12
Liliaceae	(5)	12.5	(5)	13	(4)	13	(4)	12.5	(3)	14	(3)	13.5
Polypodiaceae s. l.	(6)	11	(7)	11	6	11	6	10.5	6	11	6	10.5

(табл. 7). Из них только три рода (*Carex*, *Salix* и *Ranunculus*) присутствуют в составе ведущей десятки родов во всех флорах, причем первые два места везде занимают роды *Carex* и *Salix* (исключение составляет флора Койгородка, где род *Salix* делит с рядом других родов 3—7 места). Положение других родов весьма изменчиво и его трудно оценить на глаз. Можно отметить лишь некоторое возрастание в общем направлении с севера на юг роли родов *Galium*, *Potentilla*, *Veronica*, что связано с усилением присутствия бореальных (и вообще более южных) видов этих родов в данном направлении.

ТАБЛИЦА 7

Ведущие роды в конкретных флорах Коми АССР

Семейство	1 Усть-Цильма		2 Печора		3 Ухта		4 Кослан		5 Яренск		6 Палевицы	
	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг
Carex	24	1	19	1	25	1	24	1	25	1	24	1
Salix	14	2	10	2	12	2	12	2	10	2	13	2
Ranunculus	9	3	6	7	7	8	9	4	9	3	8	4
Polygonum	8	5	6	7	(6)	11	7	7.5	8	4.5	6	9.5
Stellaria	8	5	7	4	8	4.5	(6)	12	7	6.5	7	7
Poa	8	5	6	7	8	4.5	7	7.5	(5)	14	(5)	14
Galium	6	9.5	8	3	7	8	(6)	12	6	10	7	7
Alchemilla	6	9.5	(4)	15.5	(3)	18.5	7	7.5	6	10	(4)	18.5
Rumex	6	9.5	6	7	(5)	12.5	7	7.5	6	10	(5)	14
Potamogeton	6	9.5	(2)	20	7	8	11	3	6	10	7	7
Calamagrostis	6	9.5	(3)	18.5	(5)	12.5	(3)	17.5	(4)	17.5	(5)	14
Rubus	6	9.5	5	11.5	(4)	15.5	(5)	15	(4)	17.5	(5)	14
Viola	(5)	15	6	7	9	3	7	7.5	8	4.5	(5)	14
Trifolium	(5)	15	5	11.5	(4)	15.5	(3)	17.5	(5)	14	(5)	14
Equisetum	(5)	15	5	11.5	7	8	7	7.5	6	10	6	9.5
Hieracium	(5)	15	(4)	15.5	(4)	15.5	(6)	12	(4)	17.5	(5)	14
Euphrasia	(5)	15	(3)	18.5	(4)	15.5	(5)	15	(4)	17.5	(4)	18.5
Potentilla	(4)	18	(4)	15.5	7	8	(2)	19.5	7	6.5	8	4
Chenopodium	(3)	19	5	11.5	(2)	20	(2)	19.5	(2)	20	(2)	20
Veronica	(2)	20	(4)	15.5	(3)	18.5	(5)	15	(5)	14	8	4

ТАБЛИЦА 7 (*продолжение*)

Семейство	7 Помоздино		8 Сыктывкар		9 Усть-Кулом		10 Визинга		11 Койгородок		12 Летка	
	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг	число видов	ранг
Carex	33	1	33	1	29	1	27	1	26	1	27	1
Salix	14	2	17	2	17	2	14	2	9	5	11	2
Ranunculus	10	3	9	7.5	10	3.5	9	4	10	2	9	3
Polygonum	9	5.5	12	3	9	5	8	7	8	9	8	6
Stellaria	8	8	9	7.5	7	12	9	4	9	5	8	6
Poa	(6)	12	(6)	15.5	(6)	16.5	(6)	15	(6)	14.5	(5)	17.5
Galium	(5)	14.5	8	11	8	7	9	4	9	5	8	6
Alchemilla	(5)	14.5	(6)	15.5	8	7	7	11	8	9	7	10
Rumex	7	10	10	5	7	12	7	11	(5)	18	(6)	13.5
Potamogeton	9	5.5	11	4	10	3.5	8	7	(7)	11.5	(6)	13.5
Calamagrostis	(4)	18	(6)	15.5	7	12	(6)	15	(6)	14.5	(6)	13.5
Rubus	(5)	14.5	(5)	18.5	(5)	18.5	(5)	18	(5)	18	(5)	17.5
Viola	9	5.5	9	7.5	7	12	7	11	9	5	7	10
Trifolium	(4)	18	(6)	15.5	(5)	18.5	7	11	(6)	14.5	(6)	13.5
Equisetum	7	10	(7)	13	7	12	(5)	18	(6)	14.5	(5)	17.5
Hieracium	7	10	8	11	(6)	16.5	(5)	18	(7)	11.5	7	10
Euphrasia	(4)	18	(5)	18.5	8	7	(6)	15	(5)	18	(5)	17.5
Potentilla	9	5.5	8	11	7	12	8	7	8	9	8	6
Chenopodium	(2)	20	(4)	20	(4)	20	(3)	20	(2)	20	(4)	20
Veronica	(5)	14.5	9	7.5	7	12	7	11	9	5	8	6

В соответствии с принятой в данной работе методикой дальнейшие действия должны состоять в расчете коэффициентов ранговой корреляции Кендэла τ или Спирмена ρ (Кендэл, 1955; Терентьев, Ростова, 1977). Как видно из табл. 5, 6 и 7, нередко имеют место случаи, когда несколько таксонов делят во флоре одно и то же место, и поскольку у нас нет объективных критериев для того, чтобы отдать предпочтение некоторым из них, получают одинаковый (усредненный) ранг. Расчет коэффициентов ранговой корреляции при наличии таких «связанных» рангов усложняется против обычного из-за необходимости введения особых поправок на усредняемые ранги, причем для коэффициента Спирмена эти поправки рассчитываются проще, нежели для коэффициента Кендэла.

Коэффициент Спирмена с поправкой на совпадающие ранги вычисляется по формуле (Терентьев, Ростова, 1977)

$$\rho=\frac{\frac{n^3-n}{6}-(\Sigma d^2-\Sigma U)}{\sqrt{\left(\frac{n^3-n}{6}-2U_x\right)\left(\frac{n^3-n}{6}-2U_y\right)}},$$

где применительно к нашему случаю, n — число пар сравниваемых рангов, d — разность рангов для каждой их пары; $\Sigma U=U_x+U_y$, причем U_x и U_y — величина поправок, определяемая для каждой из флор (x и y) из выражения

$$U_{x,y}-\frac{\Sigma(t^3-t)}{12},$$

в котором t — число членов в группе совпадающих рангов.

Любопытно, что идентичный результат может быть получен другим путем. Дело заключается в том, что коэффициенты ранговой корреляции Спирмена и Кендэла представляют собою частные случаи обобщенного коэффициента корреляции (Кендэл, 1975). В наших условиях тождественное коэффициенту Спирмена значение получается при использовании обычного коэффициента корреляции r Бравэ—Пирсона для малых выборок, рассчитываемого по формуле (Плохинский, 1970; Зайцев, 1953)

$$r=\frac{\Sigma_{xy}-\frac{\Sigma_x\Sigma_y}{n}}{\sqrt{\left(\Sigma x^2-\frac{(\Sigma x)^2}{n}\right)\left(\Sigma y^2-\frac{(\Sigma y)^2}{n}\right)}},$$

где x и y — значения рангов для двух сравниваемых флор, n — число пар сопоставляемых рангов.

Равенство получаемых коэффициентов позволило воспользоваться готовой программой факторного анализа [2] (составленной в Биологическом институте Ленинградского государственного университета С. Ф. Колодяжным), одним из этапов которой является вычисление коэффициентов корреляции r. Расчеты выполнены на ЭВМ М-222 в Вычислительном центре ЛГУ; полученные значения коэффициентов корреляции сведены в табл. 8 и 9, а построенные на их основании дендриты с выделенными плеядами изображены на рис. 3.

Из рис. 3 видно, что степень сходства конкретных флор по признаку структуры ведущих по числу видов семейств весьма высока и единообразна (недостаточно контрастна). Действительно, почти все значения коэффициентов корреляции (табл. 8, А) колеблются всего лишь от $r=0.740$ до $r=0.986$, чаще всего превышают величину $r=0.800$ и в среднем для всей матрицы составляют $r=0.899$. Минимальный уровень связи в дендрите

---

[2] Изложению результатов факторного анализа и их сравнению с приводимыми ниже данными корреляционного анализа авторы предполагают посвятить отдельную статью.

ТАБЛИЦА 8

Коэффициенты корреляции, показывающие степень сходства конкретных флор Коми АССР по признакам структуры ведущих по числу видов (А) и родов (Б) семейств (нуль целых везде опущен)

Флоры		Б											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
А	1	—	869	895	890	887	891	853	894	839	889	890	913
	2	899	—	898	970	929	965	869	928	888	877	874	922
	3	855	945	—	912	917	894	958	946	969	911	865	917
	4	978	903	853	—	934	965	896	933	894	894	845	931
	5	854	986	953	859	—	946	842	899	852	890	875	922
	6	931	963	915	931	942	—	879	952	888	928	918	934
	7	937	949	908	952	931	944	—	960	986	943	751	905
	8	874	924	879	879	939	934	949	—	959	977	876	978
	9	970	889	863	981	841	939	924	837	—	931	774	903
	10	978	896	820	975	854	953	938	901	968	—	867	967
	11	800	859	774	818	812	887	798	740	844	839	—	938
	12	886	896	835	932	867	915	950	907	893	916	866	—

ТАБЛИЦА 9

Коэффициенты корреляции, показывающие степень сходства конкретных флор Коми АССР по признаку структуры ведущих родов (нуль целых везде опущен)

Флоры	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	—											
2	618	—										
3	612	633	—									
4	712	473	622	—								
5	586	630	756	699	—							
6	401	420	620	431	713	—						
7	559	482	768	745	883	730	—					
8	502	477	610	705	808	750	845	—				
9	589	255	488	712	725	588	636	685	—			
10	608	554	631	524	846	778	687	767	763	—		
11	423	491	572	496	785	763	676	686	633	811	—	
12	461	496	480	420	784	796	689	755	657	867	919	—

(рис. 3, *а*), на котором все флоры объединены в общую плеяду, также очень высок: $r_{\min}=0.887$. Более обособленной выглядит флора Койгородка, которая отчленяется от общей плеяды при $r \geqslant 0.888$. Из табл. 5 видно, что эта флора выделяется пониженной ролью семейств *Brassicaceae*, *Polygonaceae*, *Salicaceae* и, наоборот, более высоким положением семейств *Apiaceae* и *Lamiaceae*, попадающих в ведущую десятку семейств. Тем не менее общий уровень сходства флоры Койгородка с остальными флорами по рассматриваемому признаку весьма высок: среднее значение коэффициента корреляции для данной флоры составляет $r_{\text{ср}}=0.822$.

Все другие флоры составляют общую плеяду до уровня связи $r \geqslant 0.950$. На уровне $r \geqslant 0.954$ обозначаются две плеяды второго порядка: 1) Усть-Цильма, Кослан, Визинга, Усть-Кулом и 2) Яренск, Палевицы, Печора, однако близкие по величине значения внутри- и межплеядных коэффициентов корреляции при очень высоком общем уровне связи не позволяют с уверенностью судить о реальности этих плеяд. В таких условиях возможный пропуск хотя бы одного вида способен повлиять на определение ранга семейства и исказить итоговую схему связей. Поэтому, говоря о структуре ведущих по числу видов семейств, мы воздерживаемся от интерпретации плеяд второго порядка и констатируем лишь сильное сход-

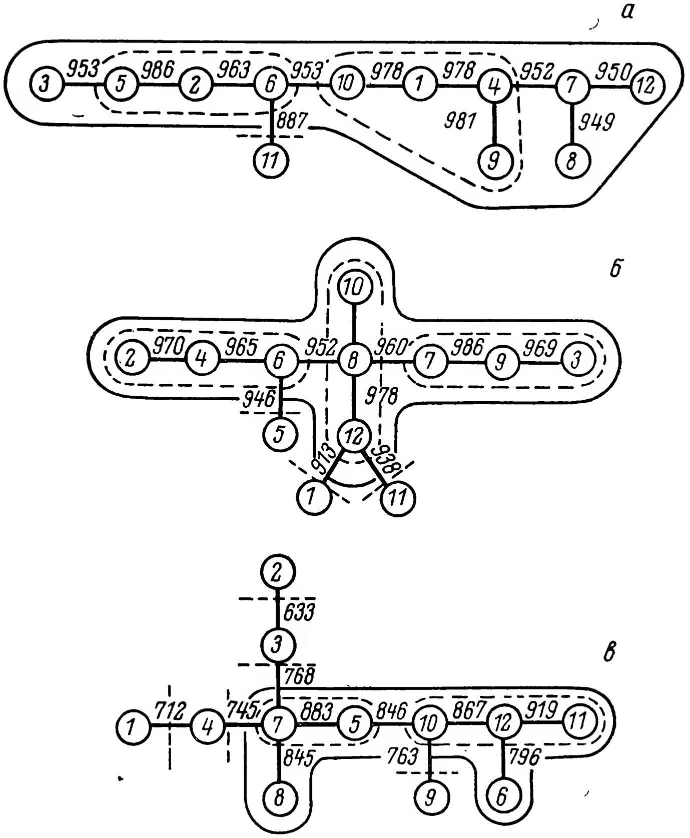


Рис. 3. Дендриты и плеяды, отражающие степень сходства конкретных флор по признакам систематической структуры.

а — по структуре ведущих по числу видов семейств, *б* — по структуре ведущих по числу родов семейств, *в* — по структуре ведущих родов. *Цифры у линий* — значения коэффициентов корреляции (нуль целых везде опущен).

ство изученных флор (за исключением флоры Койгородка) по данному признаку.

Сказанное в значительной мере относится и к сходству изученных флор в структуре ведущих по числу родов семейств. Только два коэффициента в соответствующей матрице (табл. 8, Б) ниже $r=0.800$; значения коэффициентов корреляции колеблются в пределах от $r=0.751$ до $r=0.986$, а среднее арифметическое для матрицы составляет $r_{\text{ср}}=0.906$. Минимальный уровень связи в дендрите (рис. 3, *б*) очень высок: $r_{\min}=0.913$. При общем сильном сходстве по данному признаку несколько обособленными выглядят флоры Усть-Цильмы, Койгородка и в меньшей мере, Яренска. Остальные флоры до уровня $r \geqslant 0.952$ составляют единую плеяду, после чего распадаются на три нерезко отграниченные плеяды второго порядка: 1) Печора, Кослан, Палевицы; 2) Сыктывкар, Визинга, Летка и 3) Усть-Кулом, Помоздино, Ухта. За исключением флоры Печоры, вхождение которой в первую плеяду отчетливой интерпретации не поддается, состав плеяд соответствует геоботаническому делению Коми АССР (рис. 1): Кослан и Палевицы расположены в северной, а флоры второй плеяды — в южной частях Вычегодско-Мезенской подпровинции, тогда как флоры третьей плеяды лежат в пределах Тимано-Печорской подпровинции.

При сравнении структуры ведущих родов (табл. 9, рис. 3, *в*) бросается в глаза гораздо более низкий уровень сходства флор по этому признаку. Значения коэффициентов корреляции варьируют в широком диапазоне (от $r=0.255$ до $r=0.919$), составляя в среднем для матрицы $r_{\text{ср}}=0.641$.

заметно более низок, чем для предыдущих признаков, и тот минимальный уровень связи в дендрите ($r_{\min}=0.633$), на котором все флоры объединены в общую плеяду. При повышении этого уровня последовательно вычленяются более обособленные по своей родовой структуре флоры Печоры, Усть-Цильмы, Кослана, Усть-Кулома и Ухты, четыре из которых по своему положению принадлежат к наиболее северным. Остальные флоры до уровня связи $r \geqslant 0.796$ составляют одну плеяду. При $r \geqslant 0.797$ вычленяется флора Палевиц, а при $r \geqslant 0.846$ отпадает флора Сыктывкара. На уровне связи $r \geqslant 0.847$ выделяются две плеяды второго порядка: 1) Яренск, Помоздино и 2) Визинга, Койгородок, Летка, причем вторая плеяда состоит из трех наиболее южных по своему положению флор. Таким образом, результаты анализа родовой структуры изученных флор оказываются близкими к тем, которые были получены при их сравнении по признакам таксономического состава.

Подводя итоги, можно сформулировать следующие основные выводы:

1. Показатели флористического богатства бореальных конкретных флор Коми АССР возрастают по мере продвижения с севера на юг, тогда как из показателей систематического разнообразия широтный градиент изменчивости обнаруживают лишь такие признаки, как число спайнолепестных и число видов в 10 ведущих семействах. «Пропорции флор», особенно показатель в/р, варьируют во флорах слабо или весьма неопределенным образом (в/с).
2. Сравнение конкретных флор по признакам таксономического состава показывает, что четыре северных (Усть-Цильма, Печора, Ухта и Кослан) заметно обособлены от других флор, но в то же время значительно отличаются и друг от друга, не составляя единой плеяды. Более южные флоры, напротив, образуют плеяду, костяк которой составляют конкретные флоры Визинги, Койгородка и Летки. К такому же выводу приводит и сравнение флор по признаку структуры ведущих родов.
3. По двум другим признакам систематической структуры — набору ведущих по числу видов и по числу родов семейств — уровень сходства изученных флор настолько высок и единообразен, что четкой группировки их методами корреляционного анализа достигнуть не удается. Можно отметить, что степень сходства флор по этим признакам намного выше, чем по признаку родовой структуры. Обращает на себя внимание обособленность флоры Койгородка по признаку структуры ведущих по числу видов и по числу родов семейств.
4. Выявленные соотношения должны способствовать выполнению флористического районирования Коми АССР.

ЛИТЕРАТУРА

Геоботаническое районирование СССР. (1947). Тр. Комис. по ест.-истор. районированию СССР, II, 2. — Зайцев Г. Н. (1973). Методика биометрических рассчетов. М., Наука. — Зайцев Г. Н. (1979). Сравнение флор по их видовому составу. В кн.: Прикладная математика в биологии. М., Изд. МГУ. — Заки М. А., Шмидт В. М. (1972). О систематической структуре флор стран южного Средиземноморья. I. Методика и анализ структуры 5 региональных и 11 локальных флор. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9. — Калецкая М. С., Граве М. К., Корина Н. Л., Макиевский С. И. (1966). Рельеф и геологическое строение. В кн.: Север Европейской части СССР. М., Наука. — Кендэл М. (1975). Ранговые корреляции. М., Статистика. — Мартыненко В. А. (1965). Распространение дубравных элементов флоры в пределах Коми АССР. В кн.: Матер. республ. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, Коми филиал АН СССР. — Мартыненко В. А. (1966). Заносные сорные растения в Коми АССР. В кн.: Матер. 2-й республ. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, Коми филиал АН СССР. — Мартыненко В. А. (1973). Сравнение некоторых бореальных флор бассейнов Вычегды и Печоры. Изв. Коми филиала ВГО СССР, 5. — Мартыненко В. А. (1974). Сравнительная характеристика бореальных флор северо-востока европейской части СССР. Автореф. канд. дис. Л. — Мартыненко В. А. (1976). Границы неморальных видов на северо-востоке европейской части СССР. Бот. ж., 61, 10. — Мартыненко В. А. (1977). Распространение степных и лесостепных видов растений в таежной зоне северо-востока европейской части СССР. В кн.: Географические аспекты охраны флоры и фауны на северо-востоке европейской части СССР. Сыктывкар, ВГО СССР (Коми филиал). — Мартыненко В. А., Кобелева Т. П., Лащенкова А. Н. (1971). Сравнительная характеристика флор верхней и средней Вычегды. В кн.: Матер. науч. конф. Инст. биол. Сыктывкар, Коми филиал АН СССР. — Мартыненко В. А., Котелина Н. С., Непомилуева Н. И. (1972). Флора и растительность. В кн.: Природа Сыктывкара и окрестностей. Сыктывкар, Коми книжн. изд. — Мартыненко В. А., Шоленинова Т. П. (1968). Ботанические исследования в Коми АССР (1950—1966 гг.). Тр. Коми филиала АН СССР, 18. — Плохинский Н. А. (1970). Биометрия. М., Изд. МГУ. — Ребристая О. В. (1977). Флора востока Большеземельской тундры. Л., Наука. — Ребристая О. В., Шмидт В. М. (1972). Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции. Бот. ж., 57, 11. — Тамарин П. В., Шмидт В. М. (1975). Сравнительный анализ некоторых коэффициентов сходства. Тр. Лен. общ. естествоисп., 72, 5. — Тахтаджян А. Л. (1978). Флористические области Земли. Л., Наука. — Терентьев П. В., Ростова Н. С. (1977). Практикум по биометрии. Л., Изд. ЛГУ. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. Л., Изд. ЛГУ. — Шмидт В. М. (1972). О площади конкретной флоры. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3. — Шмидт В. М. (1974а). Количественные показатели в сравнительной флористике. Бот. ж., 59, 7. — Шмидт В. М. (1974б). Количественная характеристика флоры Курильских островов. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15. — Шмидт В. М. (1975а). Биометрические исследования в области морфогенеза растений, таксономии и сравнительной флористики. Автореф. докт. дис. Л. — Шмидт В. М. (1975б). Сравнение систематической структуры флор Хоккайдо, Сахалина, Камчатки, Курильских, Командорских и Алеутских островов. Бот. ж., 60, 9. — Шмидт В. М. (1976). О двух направлениях развития метода конкретных флор. Бот. ж., 61, 12. — Шмидт В. М. (1977). Географическая изменчивость флористических показателей на территории европейской части СССР. В кн.: Проблемы ботаники и почвоведения. Тр. Лен. общ. естествоисп., 73, 3. — Шмидт В. М. (1979). Зависимость количественных показателей конкретных флор европейской части СССР от географической широты. Бот. ж., 64, 2. — Шмидт В. М. (1980). Статистические методы в сравнительной флористике. Л., Изд. ЛГУ. — Юдин Ю. П. (1954). Геоботаническое районирование Коми АССР. В кн.: Производительные силы Коми АССР, 3, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. (1978). Флористическое ограничение и разделение Арктики. В кн.: Арктическая флористическая область. Л., Наука. — Jaccard P. (1901). Distribution de la flore alpine dans le bassin de Drances et dans quelques regions voisines. Bul. Soc. vaud. Sci. natur., 37.

Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар,
Ленинградский государственный университет.

Получено 28 III 1980.

SUMMARY

12 concrete floras from Komi ASSR have been compared by their floristic richness and systematic structure. Biometrical analysis showed that most precise is the grouping of concrete floras by their characters of taxonomic composition and generic structure. The studied floras differ rather in the composition of the leading genera, than in the structure of the families leading by the numbers of species and genera. Obtained results may be used for floristic subdivision of Komi ASSR.

УДК 581.3 : 581.162.1 : 582.394.75

Т. Д. Сурова

РАЗВИТИЕ СПОР ПАПОРОТНИКА *ANEMIA PHYLLITIDIS (SCHIZAEACEAE)*. МЕМБРАННЫЕ КОНТАКТЫ В ПРОЦЕССЕ ФОРМИРОВАНИЯ ЭКЗИНЫ

T. D. SUROVA. THE DEVELOPMENT OF THE SPORES IN *ANEMIA PHYLLITIDIS* (*SCHIZAEACEAE*). THE MEMBRANE JUNCTIONS DURING THE EXINE FORMATION

Исследовано формирование внутреннего слоя экзины у развивающихся спор папоротника *Anemia phyllitidis* (*Schizaeaceae*) на стадии тетрады. На основании электронномикроскопических данных установлено, что внутренний слой экзины у *A. phyllitidis* формируется исключительно за счет веществ, происходящих из цитоплазмы самой споры. Мембранные системы споры принимают активное участие в формировании внутреннего слоя экзины. Это подтверждается образованием внутриклеточных мембранных контактов различных типов: плотного, между гранулярным эндоплазматическим ретикулумом и плазмалеммой в период секреции веществ — предшественников ламелл, и щелевидного, между гранулярным эндоплазматическим ретикулумом и плазмалеммой в период секреции спорополленина, а также различными изменениями в структуре контактирующих мембран. Обсуждается значение внутриклеточных мембранных контактов. Высказывается предположение о возможном участии пластид и гранулярного эндоплазматического ретикулума в синтезе спорополленина.

Для правильной интерпретации зрелой спородермы у папоротникообразных, как и у семенных растений, необходимо выяснение последовательности и способа заложения ее слоев (Lugardon, 1971; Pettitt, 1971a, 1979). Исследования такого рода тесно связаны с вопросами о месте синтеза и составе химических веществ, принимающих участие в построении оболочки спор и пыльцевых зерен, а также с вопросом о роли различных органелл и ультраструктур клеток спор и тапетума в этом процессе. Однако именно эти процессы остаются дискуссионными как для высших споровых, так и для семенных растений.

Первые данные, указывающие на важную роль мембранных систем клетки в формировании спородермы, были получены при изучении развития пыльцевых зерен некоторых представителей сем. *Caryophyllaceae* (Heslop-Harrison, 1963a, b). J. Skvarla и D. Larson (1966) развили идею J. Heslop-Harrison о связи между элементами периферического эндоплазматического ретикулума (ЭР), располагающимися в определенном порядке под плазмалеммой микроспор, и особенностями строения развивающейся экзины, а именно расположением апертур и эктэкзинных столбиков. Прилегание цистерн ЭР к плазмалемме в местах будущих апертур было отмечено для ряда цветковых растений (Echlin, Godwin, 1968; Dickinson, 1970; Christensen, Horner, 1974; Horner, Pearson, 1978), а также у трех изученных видов папоротников — *Ophioglossum vulgatum* L., *Osmunda regalis* L., *Blechnum spicant* (L.) Roth (Lugardon, 1971). Что касается связи между расположением элементов ЭР и местом формирования столбиков эктэкзины, то строгой зависимости между расположением этих структур у большинства изученных видов не наблюдается (Heslop-Harrison, 1971; Christensen et al., 1972; Horner, Pearson, 1978; Takahashi, Sohma, 1979, и др.), хотя и не исключается (в частности для развивающейся пыльцы *Eleocharis* — Dunbar, 1979).

В настоящее время не вызывает сомнения, что ЭР участвует в синтезе и транспорте веществ, используемых как самой клеткой, так и идущих на «экспорт». В связи с этим интересны данные о возможном участии ЭР в синтезе и транспорте (или только транспорте) веществ, участвующих в формировании оболочки спор и пыльцевых зерен, таких как каллоза специальной стенки (Angold, 1967; Buchen, Sievers, 1978), спорополленин экзины (Gabara, 1974; Dickinson, 1976), ферменты интины (Gullvåg, 1970). Химический состав экзины пыльцевых зерен и спор окончательно не установлен, однако данные цитохимии говорят о присутствии в ней в различных соотношениях веществ липопротеидной (Dickinson, Heslop-Harrison, 1968) и (или) липополисахаридной природы (Sengupta, Rowley, 1975), заключенных в инертный спорополлениновый матрикс.

В настоящее время благодаря интенсивным электронномикроскопическим исследованиям получена большая информация о закономерностях развития и ультраструктуре спородермы голосемянных и покрытосемянных растений. Ультраструктурных данных о развитии оболочек у спор высших споровых растений пока мало. Исследовано несколько видов весьма отдаленных друг от друга таксономических групп папоротников (Lagardon, 1971; Pettitt, 1971a, 1979), равно- и разноспоровых плаунов (Pettitt, 1971a, b, 1974, 1976a, b, 1979; Robert, 1970, 1971a, b, c) и мхов (Horner et al., 1966). Характерной чертой спородермы высших споровых растений является присутствие пластинчатых мембраноподобных структур, занимающих в зависимости от таксономической принадлежности объекта более или менее значительную ее часть (Lugardon, 1976). Впервые они были описаны для спор плауна (Afzelius et al., 1954). Дальнейшие исследования (Sengupta, Rowley, 1975) показали, что эти структуры широко распространены как в спородерме высших споровых, так и во внутренних слоях экзины — нэкзине семенных растений. В литературе они описаны под различными названиями: «мембраны», «ламеллы», «ленты» (tapes), «белые линии». Последнее название объясняется тем, что в зрелых экзинах большинства видов остаются заметными только центральные неокрашенные полоски — «белые линии», указывающие на местоположение этих структур в развивающихся оболочках пыльцевых зерен и спор. В развивающихся спорах ламеллы — под этим названием они известны больше всего — представляют собой трехслойные пластинки, строением и размерами напоминающие клеточные мембраны. На срезах они выглядят как две темноокрашенные линии, органичивающие узкую неокрашенную полоску. Ламеллятные структуры хорошо заметны в экзине развивающихся спор и пыльцевых зерен, но могут совершенно не выявляться в зрелой экзине вследствие маскировки их спорополленином. B. Lugardon (1971) предположил, что при созревании спор в ламеллах происходит облитерация центральной белой линии, в результате чего они не видны в зрелых спорах папоротников. Относительно химического состава внеклеточных ламелл нет единого мнения, так как изучение его только началось. Предполагают, что ламеллы близки по составу к биологическим мембранам и состоят главным образом из липопротеидов (Dickinson, Heslop-Harrison, 1968). Более новые данные (Sengupta, Rowley, 1975) говорят о возможном участии липополисахаридов в составе ламелл. Считают, что ламеллы представляют собой специализированную поверхность для полимеризации спорополленина (Rowley, Southworth, 1967; Echlin, Godwin, 1968; Atkinson et al., 1972; Dickinson, 1976; Rowley, Prijanto, 1977).

У папоротников ламеллы строят «арматуру» спородермы, на которую в ходе формирования экзины оседает спорополленин. B. Lugardon (1971, 1976) показал, что у различных групп папоротников наблюдается различие как в строении самих ламелл, так и в их расположении на поверхности споры. Наиболее простое расположение ламелл, по данным этого автора, наблюдается у папоротников, объединявшихся ранее в одну обширную группу под названием «лептоспорангиатные» папоротники. За исключением нескольких изученных представителей семейств *Osmundaceae* и *Gleicheniaceae* все исследованные B. Lugardon (1971) члены класса *Polypodiopsida* характеризуются однослойным расположением ламелл во внутреннем слое экзины, тогда как у так называемых эвспорангиатных папоротников (порядков *Ophioglossales* и *Marattiales*) фирмируется сложная арматура, состоящая из нескольких слоев анастомозирующих ламелл, которые формируют средний («альвеолярный») слой экзины, хорошо заметный в зрелых спорах этих папоротников. Таким образом, как установил этот автор, споры лептоспорангиатных папоротников (за исключением представителей семейств *Osmundaceae* и *Gleicheniaceae*) отличаются от эвспорангиатных отсутствием в экзине «ячеистого» среднего слоя.

Принимая во внимание значительную примитивность представителей сем. *Schizaeaceae* (наряду с *Osmundaceae* и *Gleicheniaceae*) среди других лептоспорангиатных папоротников, а также большое разнообразие в морфологии спор различных видов внутри этого порядка, представляется интересным исследовать развитие и ультраструктуру их спор для выявления общих закономерностей формирования спородермы у членов класса *Polypodiopsida*.

В настоящей статье приведены результаты исследования спор папоротника *Anemia phyllitidis* (L.) Sw. в начальный период формирования экзины, точнее ее внутреннего слоя, закладывающегося на ламеллах.

Материал и методика

Незрелые спорангии, содержащие спороциты или тетрады спор, отделяли от растения и фиксировали 3%-м раствором глутарового альдегида (pH 6.9) при комнатной температуре. Пробирки с материалом в фиксаторе сохраняли в холодильнике в течение 3—5 суток, после чего проводили дофиксацию 1%-м раствором OsO_4. После проводки через серию спиртов и ацетон материал заливали в эпон. Ультратонкие срезы изготовляли стеклянными ножами на ультратоме Reichert, контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца и просматривали на электронных микроскопах Tesla BS-500 и JEM-7A.

Результаты и обсуждение

Стадия тетрады занимает центральное положение в развитии спор, так как в этот сравнительно короткий период в них идут активные процессы жизнедеятельности, связанные с ростом клеток и отложением на их поверхности защитной оболочки — экзины, обеспечивающей спорам папоротников длительную жизнеспособность. Молодые тетраспоры, образовавшиеся в результате мейотического деления материнских клеток спор (МКС), окружены фибриллярной полисахаридной оболочкой, в которой можно различить несколько слоев, различных по происхождению и степени окрашенности. Вопрос о природе этих слоев в данной работе не обсуждается. Однако следует заметить, что они, по-видимому, принимают участие в формировании наружных слоев экзины и перины, определяя структуру и скульптуру этих слоев спородермы у папоротников (Pettitt, Jermy, 1974; Pettitt, 1979). Развитие спородермы у *Anemia phyllitidis* начинается с формирования внутреннего слоя экзины, которому предшествует появление кнаружи от плазмалеммы под фибриллярной оболочкой, окружающей клетки тетрады, ламелл, представляющих собой поверхность для полимеризации спорополленина, поступающего из цитоплазмы спор. Последующие этапы развития экзины связаны главным образом с деятельностью периплазмодиального тапетума и в данной работе не рассматриваются.

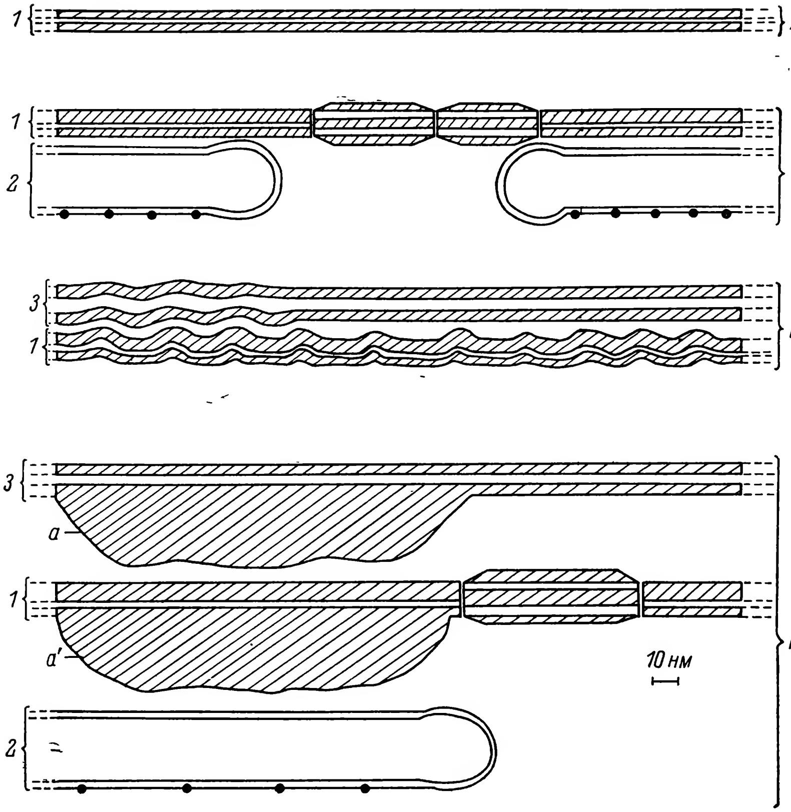


Рис. 1. Схема изменений структуры плазмалеммы и характера контактов между плазмалеммой и гранулярным эндоплазматическим ретикулумом на разных стадиях развития эндэкзины у *Anemia phyllitidis*.

А — плазмалемма спороцитов и спор на стадии ранней тетрады, *Б* — предламеллятная стадия (первая), *В* — стадия экстраплазматической сборки ламелл (вторая), *Г* — стадия секреции и полимеризации спорополленина (третья). *1* — плазмалемма, *2* — цистерна гранулярного эндоплазматического ретикулума, *3* — ламелла; *а* — спорополленин на нижней поверхности ламеллы; *а′* — спорополленин на нижней, прилегающей к цитоплазме поверхности плазмалеммы.

Начальный этап формирования экзины у спор изученного вида можно условно разделить на три стадии: 1) предламеллятная стадия, 2) стадия экстраплазматической сборки ламелл, 3) стадия секреции предшественников спорополленина и его полимеризации на ламеллах.

У МКС плазмалемма на всем протяжении имеет вид трехслойной структуры толщиной 8—9 нм, слегка асимметричной, с ровным или волнистым контуром (рис. 1, *А*). Такой же характер плазмалеммы сохраняется у юных тетраспор, еще не приступивших к формированию экзины. Позднее, на первой стадии, когда у образовавшихся спор начинает формироваться экзина, строение плазмалеммы меняется (рис. 1, *Б*). Толщина ее несколько увеличивается и она становится более асимметричной преимущественно за счет утолщения ее наружного слоя. В центральном светлом слое плазмалеммы появляются прокрашенные участки, благодаря чему в таких местах мембрана выглядит пятислойной — три темных слоя разделены двумя светлыми (рис. 1, *Б*; рис. 2, *3*, *4* — см. вклейку). Изменения в строении плазмалеммы выражаются, кроме того, в образовании в этой непрерывной трехслойной мембране дискретных участков. Последние имеют вид цепочек из 2—5 звеньев пятислойных мембран, толщина которых примерно в 1.5 раза превышает толщину трехслойной плазмалеммы (рис. 1, *Б*; рис. 2, *3*, *4*). В некоторых случаях можно предположить существование между соседними звеньями светлых промежутков — «пор», однако из-за недостаточного разрешения окончательное заключение об их реальности сделать нельзя. Реорганизация структуры плазмалеммы у исследованных спор в этот период, очевидно, связана с деятельностью гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР). Периферические цистерны ГЭР, имеющие на срезах гантелевидную форму, располагаются в непосредственной близости от плазматической мембраны (рис. 1, *Б*; рис. 2, *1*, *2*), образуя с ней соединение типа плотных контактов (Данилова, Гамалей, 1979). Рибосомы, в типичном случае покрывающие всю поверхность мембран ГЭР, при образовании контактов исчезают на стороне, прилегающей к плазмалемме. Наличие таких контактов позволяет предположить, что в данный период в цитоплазме происходят активный синтез и перенос к поверхности клетки веществ — предшественников ламелл.

В начале второй стадии снаружи от плазмалеммы споры на расстоянии 3—5 нм от нее появляются ламеллы (рис. 1, *В*; рис. 2, *5*—*7*). Очевидно, они образуются из веществ, поступивших на наружную поверхность плазмалеммы на предыдущей стадии, при участии локализованных на ней ферментов. Плазмалемма в это время становится заметно более волнистой, и ламеллы повторяют все ее изгибы (рис. 2, *5*, *7*). Несколько позднее расстояние между ними и плазмалеммой увеличивается, контакт сохраняется только в местах складок плазмалеммы (рис. 2, *5*), затем он утрачивается и здесь (рис. 2, *6*). Характерно, что в различных участках одной и той же споры ламеллы располагаются на неодинаковом расстоянии от плазмалеммы. Кажется, что их развитие на поверхности, обращенной к центру тетрады, проксимальном полюсе, несколько опережает тот же процесс, идущий на дистальном полюсе, что вполне согласуется с точкой зрения B. Lugardon (1971). Отчетливые признаки, указывающие на взаимодействие ГЭР и плазмалеммы, на данной стадии не наблюдаются.

Контакты между этими мембранными системами появляются вновь на третьей стадии. Плазмалемма в это время, как и в начальной стадии, неоднородна. В ней хорошо заметны цепочковидные участки с пятислойной структурой (рис. 1, *Г*; рис. 3 — см. вклейку). Однако толщина трехслойных участков значительно меняется, увеличиваясь до 12—14 нм (также преимущественно за счет наружного темноокрашенного слоя). Характер контакта между плазмалеммой и наружной мембраной ГЭР меняется, что выражается прежде всего в увеличении расстояния между контактирующими мембранами до 20 нм и более (рис. 1, *Г*; рис. 3). Вероятно, в данном случае можно говорить о щелевидном типе внутриклеточного контакта между разнородными мембранами (Данилова, Гамалей, 1979). В местах, где цистерны ГЭР отстоят от плазмалеммы на расстояние более 35 нм, но как и на первой стадии располагаются более или менее параллельно ей, сохраняется узкий слой гиалоплазмы, в котором наблюдается скопление осмиофильного вещества, оседающего, очевидно, на внутреннюю поверхность плазмалеммы. Вещество такой же плотности покрывает и внутреннюю, обращенную к плазмалемме поверхность ламелл, что обусловливает их сильную асимметричность (рис. 1, *Г*; рис. 3). Ламеллы на поперечных срезах отчетливо видны, поскольку облитерация белой центральной линии на этой стадии еще не происходит. Темноокрашенное вещество, откладывающееся на внутренней поверхности ламелл, является, по-видимому, еще не полностью полимеризованным спорополленином, о чем можно судить по его интенсивному окрашиванию. Оно располагается на ламеллах ровным гомогенным слоем толщиной 40 нм. Впоследствии толщина этого слоя изменяется незначительно, составляя 50—60 нм в зрелой спородерме. Толщина его заметно меньше (20—30 нм) в области проксимальной складки споры — на месте будущей лезуры, что объясняется, по-видимому, ранним отхождением плазмалеммы в этом районе от формирующейся экзины (рис. 4; рис. 5, *1* — см. вклейки).

На всех трех стадиях наблюдаются контакты, образуемые элементами ГЭР с наружной мембраной пластид (рис. 5, *2*). Пластиды представляют собой лейкопласты сложной формы, часто образующие чашевидные инвагинации. В период начальных стадий формирования оболочки спор запасной крахмал в пластидах отсутствует, но он характерен для клеток спорогенной ткани, а также спор в период формирования наружных частей спородермы, когда параллельно дальнейшему развитию оболочки происходит постепенная реорганизация протопласта споры, связанная с переходом их к периоду покоя. Ретикулярные цистерны, по форме и строению не отличимые от контактирующих с плазмалеммой элементов ГЭР, образуют почти сплошной футляр вокруг пластид (рис. 5, *2*). Заметны редкие рибосомы на удаленной от пластиды поверхности мембран ГЭР. Минимальное расстояние между наружной мембраной оболочки пластиды и внутренней мембраной ГЭР составляет 15 нм, что позволяет отнести это соединение к щелевидному типу внутриклеточных контактов. Перипластидный ГЭР может образовывать непосредственный контакт с плазмалеммой, если пластида находится на небольшом расстоянии от периферии протопласта клетки.

Тесная связь пластид с элементами ГЭР характерна и для терпеноидогенных клеток многих высших растений. Сильное развитие и своеобразие строения лейкопластов в терпеноидогенных клетках, а также наличие ретикулярного футляра позволили предположить (Васильев, 1977), что эта органелла принимает участие в синтезе секреторных терпеноидов. Это обстоятельство представляет большой интерес для решения вопроса о роли органелл в синтезе спорополленина. Хотя химическая природа спорополленина остается дискуссионной (Brooks, 1971), имеются основания предполагать, что это вещество, как указывал еще F. Zetsche (1932), относится к классу терпенов и образуется путем окислительной ко-полимеризации каротиноидов и каротиноидных эфиров (Brooks, Shaw, 1968). Однако о локализации синтеза спорополленина и о способе его секреции известно очень мало. Долгое время оставался спорным вопрос, способны ли клетки микроспор самостоятельно синтезировать вещества — предшественники спорополленина — или же они образуются только в клетках тапетума. Сейчас считают (Lugardon, 1971; Dickinson, 1976; Pettitt, 1979, и др.), что в построении эндэкзины участвует полимер, синтезированный самой спорой, тогда как основная масса спорополленина, составляющего эктэкзину, поступает из тапетума.

Таким образом, и клетки тапетума, и клетки спор и пыльцевых зерен можно рассматривать как клетки, участвующие в синтезе и секреции вещества, очевидно, терпеноидной природы — спорополленина. Различие между ними заключается в том, что тапетальные клетки секретируют терпеноиды в течение длительного отрезка времени и при этом разрушаются сами, тогда как время синтеза и секреции спорополленина клетками спор и пыльцы сильно ограничено (у *Anemia* — стадией тетрады), секрета образуется значительно меньше и клетки не разрушаются.

В отличие от других терпеноидогенных клеток, характерной особенностью которых является сильное развитие агранулярного эндоплазматического ретикулума (АЭР) (Васильев, 1977), в клетках спор изученного вида трубочки АЭР не обнаружены. Однако наблюдается значительное количество цистерн ГЭР, часть которых вступает в контакт с плазмалеммой. Очевидно, в синтезе и транспорте спорополленина у *Anemia*, как и у ряда семенных растений (Gabara, 1974; Dickinson, 1976), участвует не АЭР, а ГЭР. H. G. Dickinson (1976) считает, что выведение предшественников спорополленина из клетки осуществляется с помощью пузырьков, отчленяющихся от цистерн ГЭР. Судьба их может быть различной. Они либо выделяются из клетки путем экзоцитоза, либо проходят через плазмалемму интактными, освобождая содержимое в экстраплазматическое пространство лишь после разрыва ограничивающей их мембраны.

Данных в пользу везикулярной секреции предшественников спорополленина в спорах изученного папоротника мы не получили (пузырьков не было), а потому можно предположить, что выведение предшественников спорополленина происходит по эккриновому типу, т. е. путем мономолекулярного активного транспорта через плазмалемму. Такое предположение соответствует точке зрения А. Е. Васильева (1977) о механизме секреции в терпеноидогенных клетках растений.

Значительную роль в процессе секреции веществ, идущих на построение спородермы, очевидно, играют внутриклеточные контакты между различными мембранными системами. В развивающихся спорах при образовании как плотных, так и щелевидных контактов расстояние между различными мембранами — ГЭР и плазмалеммой и между ГЭР и наружной мембраной оболочки пластид — становится соизмеримым с толщиной самих мембран, а потому можно предположить, что силы, удерживающие их в состоянии контакта, аналогичны силам, действующим между макромолекулами, составляющими мембраны. Ферментные комплексы, расположенные на поверхностях неоднородных контактирующих мембран, оказываются на расстоянии, по-видимому, достаточном для их взаимодействия, в результате чего происходит реорганизация этих мембран таким образом, что они становятся легко проницаемыми для различных веществ, участвующих в синтезе спородермы. Это предположение не противоречит заключению М. Ф. Даниловой и Ю. В. Гамалея (1979), сделанному на основании изучения других растительных клеток, об увеличении проницаемости мембран для определенных веществ при образовании мембранных контактов.

Интересно, что тип мембранного контакта между ГЭР и плазмалеммой меняется на разных стадиях развития спор и зависит, по-видимому, от химической природы секрета, различной на разных этапах формирования внутреннего слоя экзины. На первой стадии, когда идет выведение на поверхность клетки предшественников ламелл, имеющих, как предполагают, липополисахаридную или липопротеидную природу, ГЭР и плазмалемма образуют соединения типа плотных контактов. При этом в структуре плазмалеммы наблюдаются значительные перестройки. На третьей стадии характер контакта между этими мембранными системами меняется: расстояние между ними увеличивается и образуется соединение типа щелевого контакта. Предшественники спорополленина, синтезируемые на данной стадии, возможно, в пластидах и ГЭР, попадают в полость эндоплазматических цистерн и вместе с ними передвигаются к плазмалемме. Значение образования контакта ГЭР и плазмалеммы в этот период может заключаться в изоляции узкой полоски гиалоплазмы от остального содержимого клетки. Существует мнение, что секреторные терпеноиды токсичны для живого и не накапливаются непосредственно в гиалоплазме (Васильев, 1977). При образовании щелевидного контакта, по-видимому, значительно изменяются свойства полоски гиалоплазмы, заключенной между контактирующими мембранами, и она непосредственно участвует в транспорте предшественников спорополленина как промежуточное звено между ГЭР и плазмалеммой. Этим можно объяснить, в частности, накопление осмиофильного вещества на внутренней поверхности плазмалеммы над цистернами ГЭР во время осаждения и полимеризации спорополленина на ламеллах.

Отсутствие контактов на второй стадии указывает, вероятно, на временное ослабление или прекращение направленного транспорта веществ из цитоплазмы на поверхность споры. Можно предположить, что именно в это время в споре осуществляются процессы синтеза веществ — предшественников спорополленина, а процессы их секреции приурочены уже к третьей стадии.

На основании данных, полученных при электронномикроскопическом изучении развивающихся спор папоротника *Anemia phyllitidis*, можно сказать следующее.

1. Внутренний слой экзины формируется исключительно за счет веществ, синтезированных в цитоплазме спор. По строению и способу формирования, а также происхождению веществ, составляющих внутренний слой экзины, можно говорить о гомологичности этого слоя спородермы у папоротников эндэкзине семенных растений.

2. Мембранные системы спор принимают активное участие в формировании эндэкзины. Образование между элементами ГЭР и плазмалеммой соединений типа плотных контактов вызывает реорганизацию мембран, обеспечивающую беспрепятственный транспорт синтезированных в цитоплазме споры веществ на поверхность клетки, где осуществляется их сборка в крупные, сложно устроенные молекулы биополимеров, выявляющихся под электронным микроскопом в виде ламелл.

3. Изменения функционального состояния плазмалеммы, связанные с наступлением синтетической активности в начальный период построения экзины, а именно с формированием ламелл, влекут за собой изменения структуры плазмалеммы, происходящие на всех изученных стадиях. Изменения плазмалеммы выражаются как в общем увеличении ее толщины, так и в различных нарушениях ее типичного трехслойного профиля, характерного для более ранних стадий.

4. Смена типов контактов связана с изменениями в химическом составе секрета. Образование щелевидного контакта между элементами ГЭР и плазмалеммой сопровождается не только реорганизацией мембран, но и изменениями в свойствах узкой прослойки гиалоплазмы, заключенной между контактирующими мембранами, благодаря которым по ней оказывается возможным транспорт предшественников спорополленина от ГЭР к плазмалемме.

5. Сложная форма лейкопластов в клетках спор, отсутствие в них крахмала в исследованный период, существование ретикулярного футляра вокруг них, а также наличие контакта между наружной мембраной лейкопластов и мембранами ГЭР дают основание предположить, что эти органеллы участвуют в синтезе спорополленина.

Приношу благодарность Н. Р. Мейер за руководство работой и А. Е. Васильеву за ценные советы и большую помощь при работе над рукописью.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. (1977). Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л. — Данилова М. Ф., Гамалей Ю. В. (1979). Структура мембранных контактов в клетках растений. Тез. докл. XI Всес. конф. по электронной микроскопии, 2 (Биология). — Afzelius B. M., Erdtman G., Sjöstrand F. S. (1954). On the fine structure of the outer part of the spore wall of *Lycopodium clavatum* as revealed by the electron microscope. Svensk. Bot. Tidskr., 48, 1. — Angold R. E. (1967). The ontogeny and fine structure of the pollen grain of *Endimon non-scriptus*. Rev. Palaeobot. Palinolog., 3, 1—4. — Atkinson A. W., Gunning B. E. S., John P. C. L. (1972). Sporopollenin in the cell wall of *Chlorella* and other algae: ultrastructure, chemistry, and incorporation of ^{14}C-acetate, studied in synchronous cultures. Planta, 107, 1. — Brooks J. (1971). Some chemical and geochemical studies on sporopollenin. In: Sporopollenin. London. — Brooks J., Shaw G. (1968). Chemical structure of the exine of pollen walls and a new function for carotenoids in nature. Nature, 219. — Buchen B., Sievers A. (1978). Megasporogenese von *Selaginella*. I. Ultrastrukturelle und cytochemische Untersuchungen zur Sekretion von Polysacchariden. Protoplasma, 96, 3—4. — Christensen J. E., Horner H. T. (1974). Pollen pore development and its spatial orientation during microsporogenesis in the grass *Sorghum bicolor*. Amer. J. Bot., 61, 6. — Christensen J. E., Horner H. T., Lerston N. R. (1972). Pollen wall and tapetum orbicular wall development in *Sorghum bicolor* (*Gramineae*). Amer. J. Bot., 59, 1. — Dickinson H. G. (1970). Ultrastructural aspects of primexine formation in the microspore tetrad of *Lilium longiflorum*. Cytobiologie, 1. — Dickinson H. G. (1976). The deposition of acetolysis-resistant polymers during the formation of pollen. Pollen et Spores, 18, 1. — Dickinson H. G., Heslop-Harrison J. (1968). Common mode of deposition for the sporopollenin of the sexine and nexine. Nature, 220. — Dunbar A. (1979). The effect of centrifugal force on the ontogeny of *Eleocharis mamillata* pollen. Bot. Notizer, 132. — Echlin P., Godwin H. (1968). The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus*. L. II. Pollen grain development through the callose special wall stage. J. Cell Sci., 3. — Gabara B. (1974). A possible

role for the endoplasmic reticulum in exine formation. Grana, 14, 1. — Gullvåg B. (1970). Release of nuclear material during the development of *Lycopodium annotinum* L. spores. Grana, 10, 1. — Heslop-Harrison J. (1963a). Ultrastructural aspects of differentiation in sporogenous tissue. Symp. Soc. exp. Biol., 17. — Heslop-Harrison J. (1963b). An ultrastructural study of pollen wall ontogeny in *Silene pendula.* Grana, 4, 1. — Heslop-Harrison J. (1971). The pollen wall: structure and development. In: Pollen: development and physiology. London. — Horner H. T., Lersten N. R., Bowen C. C. (1966). Spore development in the liverwort *Riccardia pinguis.* Amer. J. Bot., 53, 1. — Horner H. T., Pearson C. B. (1978). Pollen wall and aperture development in *Helianthus annuus.* Amer. J. Bot., 65, 3. — Lugardon B. (1971). Contribution à la connaissance de la morphogenèse et de la structure des parois sporales chez les Filicinés isosporées. Thése Univ. Paul Sabatier, Toulouse. — Lugardon B. (1976). Sur la structure fine de l'exospore dans les divers groupes de Pteridophytes actuelles (microspores et isospores). In: The evolutionary significance of the exine. (Linn. Soc. Sympos., Ser. 1). — Pettitt J. (1971a). Some ultrastructural aspects of sporoderm formation in Pteridophytes. In: Pollen et spore morphology, plant taxonomy, Pteridophyta, Stockholm. — Pettitt J. (1971b). Developmental mechanisms in heterospory. I. Megasporocyte degeneration in *Selaginella.* Bot. J. Linn. Soc., 64, 3. — Pettitt J. (1974). Developmental mechanisms in heterospory. II. Evidence for pinocytosis in the microspores of *Selaginella.* Bot. J. Linn. Soc., 69, 2. — Pettitt J. (1976a). Developmental mechanisms in heterospory. III. The plastid cycle during megasporogenesis in *Isoetes.* J. Cell Sci., 20. — Pettitt J. (1976b). A route for the passage of substances through the developing Pteridophyte exine. Protoplasma, 88. — Pettitt J. (1979). Developmental mechanisms in heterospory. Cytochemical demonstration of spore-wall enzymes associated with β-lectins, polysaccharides and lipides in water ferns. J. Cell. Sci., 38. — Pettitt J., Jermy A. C. (1974). The surface coats on spores. Biol. J. Linn. Soc., 6, 3. — Robert D. (1970). Participation des cellules de l'assise tapétale du sporange à l'edification parois microsporales chez une *Selaginella kraussiana* A. Br. C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris (Ser. D), 271. — Robert D. (1971a). Nouvelle contribution à l'étude de l'origine des parois microsporales chez le *Selaginella kraussiana* A. Br. C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris (Ser. D), 272. — Robert D. (1971b). Étude, en microscopie electronique, des modalités d'edification des parois microsporales chez le *Selaginella selaginoides* (L.) Link. Mise en place du feuillet externe. C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris (Ser D), 273. — Robert D. (1971c). Étude, en microscopie électronique, des modalités . . . chez le *Selaginella selaginoides* (L.) Link. Mise en place du feuillet interne. C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris (Ser. D), 273. — Rowley J. R., Prijanto B. (1977). Selective destruction of the exine of pollen grains. Geophytology, 7, 1. — Rowley J. R., Southworth D. (1967). Deposition of sporopollenin on lamellae of unit membrane dimensions. Nature, 213, 5077. — Sengupta S., Rowley J. R. (1975). Re-exposure of tapes at high temperature and pressure in the *Lycopodium clavatum* spore exine. Grana, 14, 2—3. — Skvarla J. J., Larson D. A. (1966). Fine structure studies of *Zea mays* pollen. I. Cell membranes and exine ontogeny. Amer. J. Bot., 53, 10. — Takahashi M., Sohma K. (1979). Pollen wall formation and tapetum in *Disporum smilacinum* A. Gray (*Liliaceae*). Sci. Repts. Tôhoku Univ., Ser. 4, 37, 4. — Zetsche F. (1932). Kork und Cuticularsubstanzen. In: Handbuch der Pflanzenanalyse. 3. Berlin.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VI 1980.

SUMMARY

Initial stages of the exine formation in the fern *Anemia phyllitidis* have been examined using transmission electron microscope. The development of the exine begins with the formation of its innermost layer, endexine, while the spores are still within the tetrad. The present study suggests that the rough endoplasmic reticulum and the plasmalemma play an important role in the formation of the endexine. The importance of the intracellular membrane junctions has been discussed. It is suggested that plastids and rough endoplasmic reticulum take part in the synthesis and transport of sporopollenin. The description of the plasmalemma structural modifications during the formation of endexine is given.

СООБЩЕНИЯ

УДК 511 : 576.312.|.38 (571.61/64)

В. В. Петровский, П. Г. Жукова

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА И ТАКСОНОМИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

V. V. PETROVSKY, P. G. ZHUKOVA. CHROMOSOME NUMBERS AND TAXONOMY OF SOME PLANT SPECIES OF WRANGEL ISLAND

Излагаются результаты исследований хромосомных чисел у 82 видов сосудистых растений о. Врангеля. Впервые публикуются данные о числе хромосом у *Braya aënea* ssp. *pseudoaënea* — 2n=28, *Draba oblongata* ssp. *minuta* — 2n=48, *Saxifraga monticola* — 2n=52, *Potentilla uniflora* ssp. *subvillosa* — 2n=42, *P. tschukotica* — 2n=49, *Eritrichium sericeum* ssp. *arctisibiricum* — 2n=28.

Публикуются новые хромосомные числа для *Poa vrangelica* — 2n=49, *Potentilla nivea* ssp. *fallax* — 2n=49, 56, *Taraxacum lateritium* — 2n=24, *T. hyparcticum* — 2n=24, 32. Приводятся диагнозы двух новых таксонов — *Draba oblongata* ssp. *minuta* и *Eritrichium sericeum* ssp. *arctisibiricum*.

В течение ряда лет авторы проводили кариологическое и таксономическое изучение многих видов флоры о. Врангеля. Некоторые результаты этих исследований нашли отражение в серии публикаций, вышедших в разное время (Жукова, 1965, 1966, 1967, 1968, 1969; Жукова, Петровский, 1971, 1972; Жукова и др., 1973; Петровский, Жукова, 1978). Летом 1979 г. одному из авторов (В. В. Петровскому) представилась возможность собрать дополнительные материалы в разных районах острова. В частности, фиксации для кариологических исследований и сборы плодоносящих растений были проведены в районе среднего течения р. Красный Флаг, в низовьях р. Гусиной и р. Мамонтовой, в окрестностях бухты Сомнительной и бухты Роджерс.[1] Цитологическая часть исследования выполнена П. Г. Жуковой. Постоянные препараты и гербарные образцы исследованных растений депонированы в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Числа хромосом, определенные у 82 видов цветковых растений, приводятся в таблице.

Для некоторых критических таксонов были проведены серии определений у образцов, нередко заметно отличающихся друг от друга морфологически. В большинстве случаев были предприняты повторные определения числа хромосом с целью выявления кариологических рас в местных популяциях. Такие расы, ранее не известные на о. Врангеля, были обнаружены у 15 видов, в частности у *Deschampsia komarovii* — 2n=52, *Stellaria edwardsii* — 2n=72, *Ranunculus sulphureus* — 2n=96, *Taraxacum lateritium* — 2n=24, *T. hyparcticum* — 2n=24, 32. Обсуждению вновь обнаруженных рас в основном и посвящены помещаемые ниже комментарии.

Впервые получены данные о числе хромосом у местных (островных) популяций *Agrostis vinealis* ssp. *kudoi*, *Bromus arcticus*, *Deschampsia brevifolia*, *D. glauca*, *Poa pratensis* ssp. *colpodea*, *Carex duriuscula*, *C. glareosa*,

---

[1] Пользуемся случаем выразить нашу благодарность Т. Г. Полозовой и М. Ф. Андроновой, оказавшим помощь в сборе и фиксации образцов.

Числа хромосом у исследованных образцов

Вид и номер образца		2n	Место сбора образца
Agrostis vinealis Schreb. ssp. *kudoi* (Honda) Tzvel.,	79—114	28	Бух. Сомнительная
Bromus arcticus Shear,	79-141a	56	Р. Гусиная
	79-156	56	» »
B. pumpellianus Scribn.,	79-98	56	Бух. Сомнительная
Calamagrostis kolymensis Kom.,	79-145	42	Лагуна Попова
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.,	79-119	52	Бух. Сомнительная
D. brevifolia R. Br.,	79-148	52	» »
D. caespitosa (L.) Beauv. ssp. *orientalis* Hult.,	79—87	52	Бух. Сомнительная
	79-120d	52	» »
	79-147	52	» »
D. glauca C. Hartm.,	79-165	52	Р. Гусиная
D. komarovii V. Vassil.,	79-124	52 *	» »
	79-120a	52	Р. Красный Флаг
Dupontia fisheri R. Br.,	79-112	88	Бух. Сомнительная
D. psilosantha Rupr.,	79-122	42	» »
Festuca hyperborea Holmen ex Fridericksen,	79-203	28	Р. Гусиная
	79-88	42	Бух. Сомнительная
F. rubra L.,	79-111	42	» »
	79-205	42	Р. Гусиная
	79-206	42	» »
	79-207	56	» »
F. vivipara (L.) Smith,	79-204	56	» »
	79-110	56	Бух. Сомнительная
Poa abbreviata R. Br.,	С-79-2035	42	» »
P. glauca Vahl,	79-123	56	Бух. Сомнительная
P. hartzii Gand.,	79-171	70	Р. Гусиная
P. pratensis L. ssp. *alpigena* (Blytt) Hiit.,	79—92	62	Бух. Сомнительная
P. pratensis ssp. *colpodea* (Th. Fries) Tzvel.,	79—82	42	» »
	79-124a	42	» »
P. pseudoabbreviata Roshev.,	С-79-2037	14	» »
P. tolmatchewii Roshev.,	79-125	56	» »
	79-134	70	» »
P. vrangelica Tzvel.,	79-175	49 *	Р. Гусиная
Roegneria borealis (Turcz.,) Nevski,	79-143	28	» »
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.,	79-135	28	Бух. Сомнительная
	79-136	28	» »
Carex duriuscula C. A. Mey.,	79-91	60	» »
	79-142a	60	Р. Гусиная
C. glareosa Wahlenb.,	79-144	62	Лагуна Попова
C. stans Drej.,	79-164	76	Р. Гусиная
Luzula confusa Lindeb.,	79-127	36	Бух. Сомнительная
Salix reptans Rupr.,	79-100	38	» »
S. rotundifolia Trautv.,	79-118	114	Р. Красный Флаг
Claytoniella vassilievii (Kuzen.) Jurtz.,	79-221	60	Бух. Сомнительная
	79-225	60	» »
Cerastium arvense L.,	79-140	36	Р. Мамонтовая-устье
C. maximum L.,	С-79-2024	38	Бух. Сомнительная
Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan.,	С-79-2015	48	» »
	С-79-2017	48	» »
G. triflora (R. Br.) Tolm. et Kozhan.,	С-79-2016	72	» »
Stellaria crassipes Hult.,	79-173	104	Р. Гусиная
S. edwardsii R. Br.,	79-163	72	» »
	79-174	72	» »
	79-202	72	» »
	79-80	≈80	Бух. Сомнительная
	79-147a	104	Р. Гусиная
	79-148a	104	» »
Ranunculus gmelinii DC.,	79-200	32	» »
R. pallasii Schlecht..	79-199	32	» »
R. sulphureus C. J. Phipps,	79-132	96	» »
Papaver anjuicum Tolm.,	СГ-79-10	42	Бух. Сомнительная
P. gorodkovii Tolm. et Petrovsky,	С-79-2038	42	» »
P. nudicaule L. s. l.,	С-79-2040	42	» »

Продолжение

Вид и номер образца		2n	Место сбора образца
P. pulvinatum Tolm.,	С-79-2032	28	Бух. Сомнительная
Braya aënea Bunge ssp. *pseudoaënea* Petrovsky,	79-188	28 **	Р. Гусиная
B. purpurascens (R. Br.) Bunge,	79-183	56	» »
Cardamine digitata Richards.,	79-129	42	» »
	79-222	42	Бух. Сомнительная
	79-224	42	» »
	79-117а	42	Р. Красный Флаг
C. purpurea Cham. et Schlecht.,	79-116	96	» » »
Draba arctogena (Ekman) Ekman,	СГ-79-01а	48	Бух. Сомнительная
D. cinerea Adams,	СГ-79-11	48	Р. Мамонтовая-устье
D. groenlandica Ekman,	СГ-79-11а	64	» » »
D. oblongata R. Br. ex DC. ssp. *minuta* Petrovsky,	СГ-79-2060	48 *	Бух. Сомнительная
D. parvisiliquosa Tolm.,	СГ-79-01	48	» »
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.,	СГ-79-2023	36	» »
Chrysosplenium rosendahlii Packer,	79-146	96	Лагуна Попова
	79-180	96	Р. Гусиная
	79-182	96	» »
Saxifraga caespitosa L.,	79-113	80	Бух. Сомнительная
S. hirculus L.,	79-116	32	Р. Гусиная
S. hyperborea R. Br.,	79-84	52	Бух. Сомнительная
S. monticola (Small) Fedde,	С-79-2048	52 *	» »
	79-127а	52	Р. Гусиная
	79-208	52	» »
S. nelsoniana D. Don,	79-95	80	Бух. Сомнительная
S. oppositifolia L.,	С-79-2046	52	» »
	79-119а	52	Р. Красный Флаг
	79-197	52	Р. Гусиная
	79-198	52	» »
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz.,	79-137	70	» »
P. crebridens Juz.,	79-115	28	Бух. Сомнительная
	С-79-2025	28	» »
P. gelida C. A. Mey.	79-131а	28	Р. Гусиная
P. nivea L.,	79-157	56	» »
	79-130	56	Бух. Сомнительная
	79-131	56	» »
P. nivea ssp. *fallax* A. Pors.,	79-97	49 *	» »
	79-99	56 *	» »
	79-135а	56	Р. Гусиная
	79-153	56	» »
P. pulchella L.,	С-79-2026	28	Бух. Сомнительная
P. uniflora Ledeb. ssp. *subvillosa* Jurtz.,	79-170	42 **	Р. Гусиная
P. tschukotica Jurtz. et Petrovsky,	79-117	49 **	Бух. Сомнительная
Oxytropis gorodkovii Jurtz.,	С-79-2059	16	» »
Eritrichium sericeum (Lehm.) A. DC. ssp. *arctisibiricum* Petrovsky,	79-149	28 **	» »
	79-150	28	Бух. Роджерс
Polemonium boreale Adams,	С-79-2033	18	Бух. Сомнительная
Pedicularis villosa Ledeb.,	79-196	32	Р. Гусиная
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman,	79-179	84	» »
Nardosmia frigida (L.) Hook.,	79-172	60	» »
Taraxacum alaskanum Rydb.,	79-142	24	Р. Мамонтовая-устье
	79-85	24	Бух. Сомнительная
T. arcticum (Trautv.) Dahlst.,	79-109	40	» »
	79-141	40	Р. Мамонтовая-устье
T. ceratophorum (Ledeb.) DC.,	СГ-79-51	24, 32	Бух. Сомнительная
T. hyparcticum Dahlst.,	79-107	24 *	» »
	79-108	24	» »
	79-134а	24	Р. Гусиная
	79-190	24	» »
	79-150	32 *	» »
	СГ-79-55	32	Бух. Сомнительная
	79-106	32	» »
	79-223	40	» »

Продолжение

Вид и номер образца		2n	Место сбора образца
T. lateritium Dahlst.,	СГ-79-54	24 *	Бух. Сомнительная
T. phymatocarpum Vahl,	79-105	24	» »
	79-193	24	Р. Гусиная
T. sp. (subsect. *Ceratophora*),	СГ-79-45	56	Бух. Сомнительная
	СГ-79-50	56	» »

* Данная кариологическая раса отмечена впервые.

** Число хромосом у данного таксона определено впервые.

Ranunculus pallasii, а для таких таксонов, как *Braya aënea* ssp. *pseudoaënea*, *Eritrichium sericeum* ssp. *arctisibiricum*, *Potentilla uniflora* ssp. *subvillosa* и *P. tschukotica*, числа хромосом ранее вообще не были известны. Изучение дополнительно собранных материалов дает возможность прокомментировать некоторые вновь проведенные определения хромосомных чисел.

Островные растения *Bromus arcticus* оказались октоплоидами. Принадлежность исследованных образцов (№№ 79-141а и 79-156) к этому таксону не вызывает сомнений: у всех без исключения растений нижние цветковые и колосковые чешуи несут интенсивное волосистое опушение. Таким образом, у *B. arcticus* на острове выявлена хромосомная раса с 2n=56, в то время как во многих районах Чукотки у этого вида найдено 2n=28. Растения *B. pumpellianus* на острове также имеют 2n=56. Они отличаются от образцов предыдущего вида прежде всего отсутствием опушения на колосковых чешуях, а также более широкой экологической амплитудой. *B. arcticus* растет только на теплых южных склонах, в то время как *B. pumpellianus* отмечается на склонах разных экспозиций, на речных террасах, у скал и на береговых обрывах.

Новая хромосомная раса обнаружена в островной популяции *Calamagrostis kolymensis*. На южном побережье острова был собран образец этого вида с 2n=42. От 28-хромосомного растения *C. kolymensis*, собранного в этом же районе несколько западнее (Жукова, Петровский, 1972; Петровский, Жукова, 1978), изученные гексаплоидные растения отличаются значительно бо́льшими размерами и более многоколосковой метелкой. В то же время гексаплоидные растения чрезвычайно сходны с 42-хромосомными образцами *C. kolymensis*, найденными в низовьях р. Колымы.

Нам удалось исследовать несколько растений *Deschampsia caespitosa* s. l., относящихся к разным эколого-географическим расам, и у всех изученных образцов было найдено 2n=52.

Помимо выявленных ранее островных растений *Dupontia fisheri* с числом 2n=84, на этот раз собраны образцы этого вида, имеющие 2n=88.

Два исследованных образца *Festuca hyperborea* оказались соответственно тетраплоидом и гексаплоидом. Оба растения собраны на аллювии реки и не имеют каких-либо морфологических различий.

Четыре изученных нами образца *Festuca rubra* s. l. представляют собой серию, иллюстрирующую амплитуду изменчивости этого вида на небольшой территории. Обр. № 79-111, собранный на береговом склоне, — низкорослое (генеративные побеги не выше 10 см) растение с маленькой (1.5—2 см дл.) компактной метелкой и сильно волосистыми цветковыми чешуями. Обр. № 79-205 — более рослое растение (до 15 см высотой) с мелкой (2—2.5 см дл.) метелкой и почти голыми цветковыми чешуями. Обр. № 79-206 отличается от предыдущего лишь значительным опушением цветковых чешуй. Наконец, образец № 79-207 (октоплоид) отличается от трех других бо́льшими общими размерами (до 25 см высотой), более крупными и рыхлыми метелками (4—5 см дл.) и интенсивным длинноволосистым опушением цветковых чешуй. Три последних образца произрастали по соседству, на речном аллювии. Сравнивая все имеющиеся кариологические образцы *F. rubra*, можно заключить, что октоплоидные растения *F. rubra* на острове, как правило, характеризуются более крупными размерами и хорошо выраженным длинноволосистым опушением цветковых чешуй; гексаплоидные образцы показывают значительную вариабельность по многим признакам и особенно по характеру опушения цветковых чешуй.

Вторая хромосомная раса найдена у *Poa hartzii*. Растения этой расы являются декаплоидами с 2n=70, но внешне они ничем не отличаются от образцов, у которых было определено 2n=63. Аналогичная ситуация имеет место, по-видимому, в Гренландии (Jörgensen et al., 1958).

Новое число хромосом обнаружено у *Poa pratensis* ssp. *alpigena* — 2n=62. Ранее у этого таксона на острове было найдено 2n=56 (Жукова, 1965). Исследованный образец представляет собой довольно крупное растение с генеративными побегами 25—35 см высотой, узкой метелкой (около 8 см дл.) и красновато-фиолетовыми колосками.

У вивипарной расы *Poa pratensis* дважды было определено 2n=42, однако чаще у живородящих растений *P. pratensis* в Арктике отмечалось 2n=56. По-видимому, в островной популяции встречаются обе хромосомные расы. Во всех случаях гексаплоидные и октоплоидные вивипарные растения внешне не различались.

Октоплоидные и декаплоидные растения *Poa tolmatchewii*, собранные на острове вблизи морского побережья, отличаются весьма незначительно: 56-хромосомные растения более низкорослы, имеют более узкие листья и более мелкие колоски, нежели 70-хромосомные.

2n=49 оказалось у эндемичного для острова вивипарного вида *P. vrangelica*. Более раннее определение выявило у *P. vrangelica* 2n=56 (Петровский, Жукова, 1978).

В серии растений, относимых нами к *Stellaria edwardsii* s. l., были выявлены образцы с разными числами хромосом. Все 72-хромосомные растения — низкорослые светло-зеленые, мелкоцветковые, по облику весьма напоминающие типовые образцы *S. nitida* Hook. (Porsild, 1951). Обр. № 79-163 не превышает 4 см высоты, но имеет нормальные цветки и не выглядит угнетенным. Все 72-хромосомные растения росли на речном аллювии. Один из 104-хромосомных образцов (№ 79-147а) практически ничем не отличается от упомянутых выше гексаплоидных растений; он собран на щебнистом южном склоне. Второй образец (№ 79-148а), росший рядом, — более крупное растение с ветвящимися цветоносами, сизовато-зелеными листьями и крупными цветками — несколько напоминает *S. ciliatosepala* Trautv. с арктического побережья Чукотки. Вариабельность *S. edwardsii* и родственных ему видов на острове создает определенные трудности при идентификации собранных растений. Как явствует из наших наблюдений, каждая из хромосомных рас, относящихся к агрегатному виду *Stellaria longipes* Goldie s. l., имеет широкий диапазон изменчивости по многим признакам. Таким образом, растения, относящиеся к разным кариологическим расам, как правило, не имеют сколько-нибудь заметных морфологических различий. Аналогичная картина у этого таксона наблюдается и в Гренландии (Philipp, 1972).

2n=42 было определено у растений *Papaver*, которые по общим размерам, величине цветков, форме листьев, плодов и по многим другим признакам более всего напоминают образцы *P. nudicaule* из Восточной Сибири. Хотя нахождение *P. nudicaule* в столь высоких широтах может показаться маловероятным, большое сходство островных растений с внутриконтинентальными позволяет нам рассматривать эту островную популяцию как северную расу *P. nudicaule*. Растения эти, как правило, селятся на теплых южных склонах, хорошо защищенных с севера, в сообществах, где постоянно встречаются арктобореальные виды — *Festuca lenensis* Drob., *Bromus pumpellianus*, *Carex obtusata* Liljebl., *Cerastium arvense*, *Silene repens* Patrin, *Pulsatilla multifida* (G. Printz.) Juz., *Androsace septentrionalis* L. и др., т. е. в окружении, весьма напоминающем местообитания *Papaver nudicaule* в более южных районах азиатского материка.

Впервые публикуется число хромосом для *Braya aënea* — 2n=28. У арктической расы этого вида — ssp. *pseudoaënea* — на востоке Чукотского полуострова нами отмечены два хромосомных числа — 2n=28 и 2n=56. Заметных морфологических различий у тетра- и октоплоидных растений найти не удалось.

Серия определений была проведена у образцов *Cardamine digitata*. Во всех четырех случаях это оказались гексаплоидные растения с 2n=42. Сравнительное изучение всех исследованных образцов показывает, что определенной корреляции между числом хромосом и размерами растений в островной популяции *C. digitata* не наблюдается. Из четырех гексаплоидных образцов два представлены миниатюрными растениями с мелкими цветками. Эти последние ничем не отличаются от исследованных нами ранее тетраплоидных растений с 2n=28, собранных на острове в 1970 г. (Жукова, Петровский, 1972).

У серии мелких растений, по многим диагностическим признакам соответствующих описанию и весьма напоминающих обликом *Draba oblongata*, было найдено 2n=48. Как известно, у типичной *D. oblongata* прежде было найдено только 2n=64 (Heilborn, 1941; Holmen, 1952). На о. Врангеля в заметном обилии встречаются две формы *D. oblongata*. Типичная — характерная для многих районов Арктики — представлена растениями средних размеров с характерной удлиненной (в фазе плодоношения) кистью и сравнительно крупными продолговато-эллиптическими плодами. Вторая форма — миниатюрная вариация первой, отличающаяся, кроме крайне небольших общих размеров, также яйцевидной или овальной формой плодов и более слабым опушением листьев. Подобный тип растений отмечается в советской Арктике главным образом на островах Полярного бассейна от Земли Франца-Иосифа на западе до о. Врангеля на востоке, а также на арктических побережьях Таймыра. Эта раса выделена нами в отдельный подвид:

Draba oblongata ssp. minuta Petrovsky ssp. nov. — A subspecie typica — ssp. *oblongata* caulibus floriferis humilioribus 1—4 cm alt., siliculis minoribus ovatis vel ovalibus, foliis pilis ramosis sparsioribus tectis differt.

Typus. Insula Wrangelii, sinus Somnitelnaja, alluvium ad rivulum, 11 VIII 1979, n° 79-2060, fr., V. Petrovsky (LE, cum 3 isotypis).

Habitat in tundra glareosa insularum maris glacialis.

Нам удалось точно определить число хромосом у *Saxifraga monticola*. У этого таксона оказалось 2n=52. Ранее для него нами было установлено приблизительное число 2n≈48 (Жукова, Петровский, 1972). Примечательно, что у *S. monticola* — этого своеобразного морфологического аналога *S. caespitosa* — оказалось совсем иное основное число (у *S. caespitosa*, как известно, 2n=80).

Впервые на острове обнаружены декаплоидные растения *Potentilla arenosa* с 2n=70. Прежде здесь отмечались лишь расы с 2n=42 и 2n=49 (Жукова, Петровский, 1971, 1972).

В серии исследованных нами растений, относимых к *Potentilla nivea* s. l., большинство образцов оказалось с 2n=56. Наряду с типичной расой вида были изучены растения, отличающиеся наличием на черешках базальных листьев длинных волосков и более острыми зубцами листочков. Подобный тип растений по экземплярам с Юкона A. Porsild (1951) описал в качестве подвида — *P. nivea* ssp. *fallax*. Растения этого подвида отмечались на о. Врангеля и ранее, но у исследованных прежде образцов число хромосом было вдвое меньше (2n=28). Тетраплоидные растения *P. nivea* ssp. *fallax* отличаются от октоплоидных несколько меньшими общими размерами и соответственно меньшими листочками, цветками, семенами. В облике 56-хромосомных растений *P. nivea* ssp. *fallax* одновременно проявляются признаки *P. nivea* s. str. и *P. chamissonis* Hult., но гибридная природа этой расы скорее всего может быть доказана путем эксперимента. Что касается тетраплоидных растений *P. nivea* ssp. *fallax*, то, возможно, они являются гомологичной вариацией, производной от *P. crebridens*, нередко встречающейся на острове вместе с *P. nivea* ssp. *fallax*. 49-хромосомный образец этого последнего таксона скорее всего представляет собой апомиктическую форму.

Растения, определенные нами как *Potentilla uniflora* ssp. *subvillosa*, возможно, представляют собой самостоятельный видовой таксон, несомненно связанный с комплексом *P. uniflora*. Заметная вариабельность растений этого типа не дает возможности четко отграничить многие из них от типичной расы *P. uniflora*. Однако число хромосом (2n=42), выявленное у этого подвида *P. uniflora*, дает основание предполагать совершенно независимое развитие гексаплоидной расы (ssp. *subvillosa*) от типичной, у которой повсеместно на Чукотке отмечается 2n=28.

У образца эндемичного для Чукотки вида *Potentilla tschukotica* выявлено 2n=49, хотя в разных районах Чукотки у этого таксона нами неоднократно определялось 2n=42 и дважды было найдено 2n=56.

Исследованные нами образцы *Eritrichium sericeum* с 2n=28 относятся к специфической арктической расе, которую мы выделяем в отдельный подвид — **E. sericeum ssp. arctisibiricum Petrovsky ssp. nov.** — A subspecie typica — ssp. *sericeo* caespitibus densis saepe pulviniformibus, caulibus floriferis humilioribus 1—5 cm alt., foliorum et caulium pubescentia densiore, caudicis ramis columnaribus distinquitur.

Habitat in Sibiria arctica et subarctica in decliviis siccis glareosis necnon terrasis siccis.

Typus: Insula Wrangelii (pars occidentalis), in cursu medio fl. Gusinaja, in valle rivuli Korall, in declivio glareoso australi, 2 VII 1970, fl., n° 70-48, P. Zhukova, V. Petrovsky (LE, cum 3 isotypis).

Этот подвид спорадически встречается в арктических районах СССР от Гыданского п-ова на западе до о. Врангеля на востоке. На острове *E. sericeum* ssp. *arctisibiricum* — весьма обычное растение, малозаметное в течение большей части бесснежного периода, но неизменно привлекающее к себе внимание во время цветения обилием ярко-голубых цветков, почти сплошь покрывающих подушку растения. От растений типичной расы *E. sericeum*, встречающейся в более южных районах, арктический подвид отличается подушковидной формой роста, плотным густым опушением листьев и стеблей, малоцветковыми и очень короткими цветоносами, чрезвычайно укороченными междоузлиями у всех побегов. В одной из предыдущих публикаций (Жукова, Петровский, 1971) мы уже отмечали отличия наших 28-хромосомных растений от других подушковидных видов *Eritrichium*, встречающихся на Чукотке. Предпринятое нами изучение показало, что типичный чукотско-западноамериканский *E. aretioides* (Cham.) DC. имеет 2n=48, а другие подушковидные растения, имеющие 2n=20 и отнесенные ранее к комплексу *E. aretioides*, в действительности относятся к эндемичному охотско-чукотскому виду *E. tschuktschorum* Jurtz. et Petrovsky.

Получено точное определение числа хромосом у *Antennaria friesiana*. У обр. № 79-179 оказалось 2n=84. Ранее у островных растений *A. friesiana* было найдено 2n > 60 (Жукова, Петровский, 1971).

Два хромосомных числа — 2n=24 и 2n=32 — было выявлено у растения *Taraxacum ceratophorum*. Среди семянок, извлеченных из единственной корзинки (соплодия), оказались гекса- и октоплоидные образцы.

В серии растений, относимых нами к *Taraxacum hyparcticum*, встречены образцы с 2n=24, 2n=32 и 2n=40. Все 24-хромосомные образцы — небольшие мелкоцветковые растения, незначительно различающиеся по глубине рассечения листьев и оттенкам цвета цветков (от светло-лимонно-желтого до ярко-желтого). 32-хромосомные образцы — более крупные растения с несколько бо́льшими корзинками. И, наконец, 40-хромосомный образец — растение с крупными корзинками, длинными светло-желтыми язычковыми цветками и глубоко рассеченными листьями, чрезвычайно напоминающее декаплоидный экземпляр, обнаруженный ранее в Анюйском нагорье (Жукова, Петровский, 1980). Все эти растения в той или иной мере совмещают признаки *T. phymatocarpum* и *T. arcticum*, представляя собой как бы серию переходных форм между двумя названными таксонами.

Впервые нами обнаружены растения *Taraxacum*, имеющие 2n=56. Они, несомненно, относятся к агрегатному виду *T. ceratophorum*, но от большинства островных растений, принадлежащих к этому таксону, отличаются мелкими размерами и сравнительно узкими слаборассеченными листьями.

Проведенное нами исследование, охватившее в данном случае всего около 25% флоры острова на сравнительно небольшой территории, доставило новые факты, свидетельствующие о том, что кариологическая дифференциация в локальных популяциях — явление, достаточно обычное для видов островной флоры. Причины этого, по-видимому, разнообразны, и в каждом отдельном случае исследование этих причин сопряжено с проработкой массового материала, собранного в разных частях ареалов изучаемых видов. К сожалению, подобные обширные данные в настоящее время имеются лишь для очень ограниченного числа таксонов. Но нередко даже фрагментарные и эпизодические кариологические исследования оказываются полезными для целей таксономии.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. (1965). Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. ж., 50, 9. — Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений крайнего Северо-Востока СССР, II. Бот. ж., 52, 7. — Жукова П. Г. (1968). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, III. Бот. ж., 53, 3. — Жукова П. Г. (1969). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, IV. Бот. ж., 54, 12. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1971). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. Бот. ж., 56, 2. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1972). Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля, II. Бот. ж., 57, 4. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1980). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Анюйского нагорья. Бот. ж., 65, 5. — Жукова П. Г., Петровский В. В., Плиева Т. В. (1973). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 58, 9. — Петровский В. В., Жукова П. Г. (1978). Цитотаксономический обзор однодольных растений острова Врангеля. Бот. ж., 63, 9. — Heilborn O. (1941). Some chromosome numbers in *Draba*. Svensk Bot. Tidskr., 35, 2. — Holmen K. (1952). Cytological studies in the flora of Peary Land, North Greenland. Meddel. Grönland, 128, 5. — Jörgensen C. A., Sörensen Th., Westergaard M. (1958). The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey. Biol. Skr. Kongel. Dansk. Vid. Selsk., 9, 4. — Philipp M. (1972). The *Stellaria longipes* group in NW Greenland. Cytological and morphological investigations. Bot. Tidskr., 6, 1—2. — Porsild A. E. (1951). Botany of Southeastern Yukon adjacent to Canol Road. Nat. Mus. Canada, Bul. 121.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 III 1980.

УДК (581.84+581.4) : 582.545.2

Г. С. Ландсберг

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПЕРИКАРПА *PHOENIX (ARECACEAE)*

H. S. LANDSBERG. ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF THE PERICARP IN *PHOENIX (ARECACEAE)*

Исследована анатомическая структура перикарпа трех видов и проанализированы данные еще по шести видам пальм рода *Phoenix*. Плоды одних и тех же пальм часто относят к различным типам, что объясняется недостаточной изученностью анатомической структуры перикарпа. Строение плодов *Phoenix* не позволяет с полным основанием отнести их к какому-либо из известных типов. Апокарпный, односемянный невскрывающийся плод с мясистым или сочным перикарпом и, как правило, со слоем каменистых клеток, расположенным под гиподермой, предложено называть фиником.

Сем. *Arecaceae* Schultz-Schultz. (*Palmae* Juss.) занимает видное место среди однодольных, насчитывая от 2600 до 3400 видов (Corner, 1966; Тахтаджян, 1966), объединенных в 8 или 9 подсемейств (Beccari, Pichi-Sermolli, 1955; Corner, 1966) и в несколько сотен родов. Наличие столь большого числа таксонов говорит о значительном полиморфизме семейства. Особым же морфологическим разнообразием выделяются плоды. Это разнообразие настолько велико, что порой представляется невероятной принадлежность плодов растениям одного семейства: достаточно сравнить плоды *Cocos nucifera* L. и *Sabal minor* (Jacq.) Pers. Система *Arecaceae* во многом строится на данных карпологии. Так, одним из основных признаков, характеризующих подсем. *Lepidocaryoideae* Mart., является чешуйчастость плодов, что видно из названия подсемейства.

Однако плоды пальм до настоящего времени изучены очень слабо, и в первую очередь это относится к их анатомической структуре и морфогенезу. Сравнительно-анатомические исследования могли бы внести большой вклад в карпологию пальм, но, как выразился по этому поводу E. Corner (1966), «легче сказать, чем сделать». Недостаточная изученность плодов пальм находит свое отражение и в определении типа плодов для одних и тех же видов. Так, плод *Phoenix dactylifera* L. относят к костянкам (Guérin, 1949; Murray, 1973), к ягодам (Тахтаджян, 1948; Biradar, Mahabale, 1969; и др.) или к орешкам (Левина, 1974). К названиям типов других плодов добавляются уточняющие эпитеты, которые заставляют сомневаться в правильности употребляемого термина, например: «волокнистая костянка» для *Cocos nucifera* (Menon, Pandalai, 1958).

E. Corner (1966) выделяет три наиболее общие, характерные черты плодов пальм: плоды обычно крупные, в большинстве своем имеют одно семя (реже до трех), большого размера, все плоды невскрывающиеся. Вероятно, число общих черт у плодов *Arecaceae* превышает перечисленное Corner, кроме того, общие черты могут быть обнаружены в области структуры и морфогенеза плодов, а как раз эта область исследования наименее разработана. Поэтому мы попытались в какой-то мере заполнить этот пробел. Мы обратились к сравнительно небольшому подсем. *Phoenicoideae*, являющемуся одним из примитивных и состоящему всего из одного рода *Phoenix* L., который насчитывает около 20 видов. При этом мы руководствовались двумя причинами: плоды этого подсемейства чаще других из *Arecaceae* упоминаются в карпологических работах и, как уже говорилось, причисляются к различным морфологическим типам, что вызвало естественное желание разобраться, к какому же типу они принадлежат; плоды *Phoenix* оказались в наших условиях наиболее доступными.

Гинецей *Phoenix* апокарпный, состоит из трех несросшихся плодолистиков, из которых в большинстве случаев развивается и формирует плод только один. У *Ph. roebelinii* O'Brien часто развиваются два или даже все три плодолистика, но полноценным плодом становится все же, как правило, только один из них.

Было проанализировано строение перикарпа у трех видов: *Ph. canariensis* Hort., *Ph. roebelinii*, *Ph. reclinata* Jacq. и использованы данные еще по шести видам: *Ph. dactylifera* (Long, 1943), *Ph. sylvestris* Roxb., *Ph. robusta* Hook., *Ph. pedunculata* Becc., *Ph. pusilla* Gaertn., *Ph. senegalensis* van Houtte (Biradar, Mahabale, 1969).[1]

Таким образом, по рассматриваемому в данной работе материалу в достаточной мере можно характеризовать строение перикарпа рода *Phoenix*.

Плоды *Phoenix* имеют продолговатую удлиненно-яйцевидную форму, у различных видов их размеры заметно различаются: от 35×20 (*Ph. dactylifera*) до 10—7×5 мм (*Ph. roebelinii*), окраска зрелых плодов от светло-коричневой до почти черной в зависимости от вида.

Строение перекарпа плодов *Phoenix* характеризуется следующими чертами. Наружная эпидерма состоит из одного слоя клеток таблитчатой формы с четко выраженной кутикулой. Под эпидермой расположены 1—3 слоя гиподермы, к которой примыкают 1—3 слоя каменистых клеток. За ними следуют несколько слоев паренхимы, среди которых выделяется бурой окраской ряд таннинсодержащих клеток. Полость завязи выстлана внутренней, или локулярной, эпидермой. Перикарп можно разграничить на экзокарп, состоящий из эпидермы, гиподермальных слоев и каменистых клеток; мезокарп, состоящий из паренхимных клеток, и эндокарп, состоящий из внутренней эпидермы и примыкающих к ней 2—3 рядов уплощенных клеток паренхимы (рис. 1, *Б*).

У всех проанализированных видов внутренняя эпидерма дифференцируется вскоре после оплодотворения, дифференциация идет в направлении от дистальной части плода к базальной. Уже в ранний период развития плода четко обнаруживается граница между развивающимся семенем и перикарпом (рис. 2, *1*, *3* — см. вклейку), и она прослеживается на всем протяжении развития плода, эндокарп явно не принимает участия в формировании жесткой структуры семени. Клетки наружной эпидермы перикарпа из тонкостенных и радиально удлиненных на ранних этапах развития плода постепенно преобразуются в толстостенные, большей частью изодиаметрические. В сформированных, но не вполне зрелых плодах клетки гиподермы выражены у разных видов в разной степени: от слабо выявляемых у *Ph. reclinata* до четко выраженных у *Ph. pusilla*, *Ph. dactylifera*, а у *Ph. canariensis* один из слоев клеток резко выделяется значительной толщиной клеточных оболочек и более светлой окраской (рис. 2, *2*). Каменистые клетки (1—3 слоя) присутствуют у всех видов (рис. 2, *2*; рис. 3, *1*, *2* — см. вклейку), кроме *Ph. reclinata* (рис. 2, *3*, *4*). В работе H.-P. Guérin (1949) подобные клетки определяются как склеренхимные. Толстостенные каменистые клетки, варьирующие по форме и размерам (рис. 3, *1*), также рано дифференцируются. По мере созревания плода их оболочки значительно утолщаются и просвет клеток заметно уменьшается (ср. рис. 2, *2* и рис. 3, *1*, *2*). Паренхимные клетки мезокарпа на ранних этапах развития имеют изодиаметрическую форму. По мере роста плода размеры их увеличиваются и особенно сильно — в срединных слоях мезокарпа. В этих срединных слоях расположены и клетки, содержащие таннин (Long, 1943; Guérin, 1949; Biradar, Mahabale, 1969). Однако выяснение структуры

---

[1] Согласно ряду авторов (Сааков, 1954, и др.), виды *Ph. reclinata* и *Ph. senegalensis* являются синонимами. Однако полученные нами данные по анатомии перикарпа *Ph. reclinata* значительно расходятся с данными, полученными для *Ph. senegalensis* (Biradar, Mahabale, 1969). Эти расхождения заключаются в отсутствии у исследованных нами плодов *Ph. reclinata* слоя каменистых клеток в экзокарпе и упорядоченного слоя таннинсодержащих клеток в мезокарпе. Столь существенная разница может быть объяснена только двумя причинами: или недостаточно точным определением вида в нашей коллекции, или в коллекции авторов цитированной работы, или фактическим наличием двух разных видов. В пользу последней свидетельствует то обстоятельство, что виды описаны первоначально в достаточно удаленных друг от друга точках Африки — в Натале и в Сенегале.

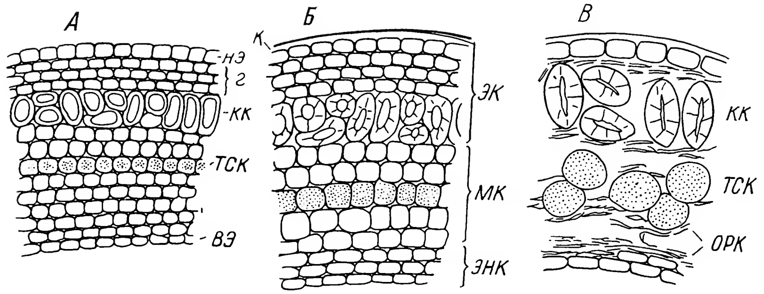


Рис. 1. Строение перикарпа *Phoenix* на раннем (*А*), более позднем (*Б*) этапах развития и в зрелом плоде (*В*) (схема).

нэ — наружная эпидерма, *г* — гиподерма, *кк* — каменистые клетки, *тск* — таннинсодержащие клетки, *вэ* — внутренняя (или локулярная) эпидерма, *эк* — экзокарп, *мк* — мезокарп, *энк* — эндокарп, *орк* — остатки разрушенных клеток паренхимы.

и содержимого этих клеток, по нашему мнению, требует специального исследования. У всех изученных видов за исключением *Ph. reclinata*, они образуют достаточно четкий слой в виде кольца (рис. 2, *1*, *2*; рис. 1, *А*, *Б*). У *Ph. reclinata* таннинсодержащие клетки расположены одиночно или небольшими группами (рис. 2, *3*, *4*). У упомянутого вида размеры таннинсодержащих клеток значительно мельче, чем у других видов. В созревших плодах четкость концентрического слоя таннинсодержащих клеток нарушается в связи с неравномерным растяжением клеток паренхимы мезокарпа. В таннинсодержащих клетках *Ph. dactylifera* обнаружены сферокристаллы сахаров (Guérin, 1949). Возможно, подобные сферокристаллы содержат и плоды других видов *Phoenix*, выявление их, однако, гистохимически чрезвычайно затруднено из-за интенсивной окраски таннинсодержащих клеток. Кольцо этих клеток закладывается очень рано и ясно выделяется даже на неокрашенных препаратах. По его развитию легко определить, который из плодолистиков *Ph. roebelinii* даст полноценный плод, так как в стерильных плодолистиках это кольцо заметно меньших размеров (рис. 2, *1*).

На ранних этапах развития плодов в паренхиме мезокарпа обнаруживаются рафиды оксалата кальция (рис. 3, *3*). Паренхима мезокарпа под таннинсодержащим слоем пронизана большим числом проводящих пучков, в то время как над этим слоем в мезокарпе они редки. Крупные пучки, как правило, биколлатеральные (рис. 3, *4*), сосуды с кольчатыми утолщениями. Пучки обычно окружены клетками паренхимной обкладки, размеры которых значительно меньше размеров клеток прилегающей к ним паренхимы мезокарпа. Клетки эндокарпа, как правило, несколько вытянуты параллельно поверхности плода.

По мере созревания плода оболочки клеток наружной и внутренней эпидермы утолщаются, клетки паренхимы мезокарпа увеличиваются в размерах. Возрастает объем и таннинсодержащих клеток. Позднее клетки основной паренхимы мезокарпа претерпевают деструктивные изменения. В созревшем плоде остатки оболочек разрушенных клеток основной паренхимы мезокарпа примыкают к каменистым и таннинсодержащим клеткам, а частично и к эндокарпу, клетки которого в значительной степени также разрушаются (рис. 3, *2*). Лучше других сохраняются каменистые клетки.

В результате описанных процессов созревший плод состоит из семени и более или менее легко отслаивающегося от него перикарпа, разделенного на три довольно четко различимых слоя. Основу наружного слоя составляет кутинизированная эпидерма с каменистыми клетками, среднего слоя — таннинсодержащие клетки и внутреннего слоя — внутренняя эпидерма (рис. 1, *А*, *Б*, *В*).

Таким образом, плоды *Phoenix* чрезвычайно сходны по общему плану строения. Эндокарп всех изученных видов даже на ранних этапах развития четко обособлен от семени. Он не содержит ни одревесневших, ни каменистых клеток, а слой каменистых клеток в экзокарпе ни в коей мере нельзя отождествлять с эндокарпом костянковидных плодов (Murray, 1973). В то же время наличие этого слоя не делает перикарп достаточно твердым или деревянистым. Несмотря на большую потерю влаги при созревании, плод нельзя отнести к сухим. Очевидно, поэтому нет оснований причислять плоды *Phoenix* к орешкам. По широкому определению плода типа ягода, данному Х. Я. Гоби (1921), плод *Phoenix* относится к этой категории, однако если учитывать более поздние морфолого-эволюционные классификации (Тахтаджян, 1948; Левина, 1961), то апокарпное строение гинецея и односемянность дают основание безоговорочно исключить плоды *Phoenix* из этого типа. Видимо, только отсутствие фактического материала заставило Р. Е. Левину (1961) в графической схеме классификации плодов определить плод *Ph. dactylifera* как синкарпную ягоду.

Следует отметить, что плоды *Phoenix* морфологически имеют большое сходство с плодами значительного числа видов других подсемейств, прежде всего *Arecoideae*. Последнее нашло свое отражение и в названиях таких родов, как *Leptophoenix* Becc., *Vitiphoenix* Becc., *Cyphophoenix* H. Wendl.

Изложенное позволяет сделать вывод, что плоды *Phoenicoideae* (а также многих других *Arecaceae*) в полной мере не могут быть отнесены ни к одному из известных морфологических типов плодов. Морфолого-анатомический анализ плодов рода *Phoenix* показывает, что они обладают комплексом характерных признаков, позволяющих выделить подобные плоды в отдельный тип. Наиболее рациональным для такого типа плода представляется название «финик». Фиником следует называть апокарпный односемянный невскрывающийся плод с мясистым или сочным перикарпом, как правило, имеющим слой каменистых клеток, расположенный под гиподермой.

Вполне вероятно, что предложенный в настоящей работе новый тип объединит более широкий круг пальм, а не только подсем. *Phoenicoideae*. Однако последнее смогут подтвердить лишь дальнейшие анатомо-морфологические исследования.

В заключение благодарю З. Т. Артюшенко за постоянные консультации в процессе выполнения работы.

ЛИТЕРАТУРА

Гоби Х. Я. (1912). Генетическая классификация плодов семенных растений. Зап. лаб. по семеноводству при Гл. бот. саде РСФСР, 4, 4. — Левина Р. Е. (1961). О классификации и номенклатуре плодов. Бот. ж., 46, 4. — Левина Р. Е. (1974). Морфология и типы плодов. Ульяновск. — Саакова С. Г. (1954). Пальмы и их культура в СССР. М.; Л. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.; Л. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л. — Beccari O., Pichi-Sermolli R. E. G. (1955). Subfamiliae arecoidearum palmae gerontogeae. Webbia, 11. — Biradar N. V., Mahabale T. S. (1969). Studies on palms: fruits, seeds and germination in the genus *Phoenix* L. Proc. Ind. Acad. Sci., Sect. B, 70, 2. — Corner E. J. H. (1966). Natural history of palms. London—N. Y. — Guérin H.-P. (1949). Contribution à l'étude du fruit et de la graine des palmiers. Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 11, 10. — Long E. M. (1943). Developmental anatomy of the fruit of the Deglet Noor date. Bot. Gaz., 104, 33. — Menon K. P. V., Pandalai K. M. (1958). The coconut palm, a monograph. — Murray S. G. (1973). The formation of endocarp in palm fruits. Principes, 17, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 VI 1979.

УДК 581.43 : 631.542

Г. П. Белостоков

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ К ИЗУЧЕНИЮ СТРОЕНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ОДНОЛЕТНИХ СЕЯНЦЕВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

G. P. BELOSTOKOV. A CONTRIBUTION TO THE INVESTIGATION OF ROOT SYSTEMS STRUCTURE IN THE ANNUAL SEEDLINGS OF WOODY PLANTS

Рассмотрено строение корневых систем однолетних сеянцев девяти видов древесных растений. Выделены структурные элементы корневых систем и их морфологические типы; отмечены характер нарастания, ветвления корневых систем и глубина проникновения их в почву.

Одним из важнейших условий воспроизводства лесных ресурсов является лесовозобновление. Мероприятия по возобновлению леса с научно обоснованным расчетом и размещению лесного фонда составляют основу охраны лесов. Успех семенного возобновления леса зависит не только от количества сеянцев, но во многом определяется особенностями их формирования в тот период, когда происходят укоренение, развитие корневой системы и главного побега.

Большинство исследователей, занимавшихся изучением морфологии корневых систем древесных растений, касались в своих работах вопросов распределения корней по генетическим горизонтам почвы и влияния различных почвенных условий на их строение (Тольский, 1907, 1911; Светлов, 1931; Шуманов, 1946; Огиевский, 1958; Вомперский, 1959, и др.); развития поглощающего аппарата — всасывающих корней (Колосов, 1939, 1947; Сабинин, 1949; Иванов Л., 1953; Лобанов, 1953, и др.); формирования корневых систем в онтогенезе растений (Кощеев, 1952; Красильников, 1956; Дементьева, 1958, и др.).

В зависимости от структурных особенностей корневых систем П. К. Красильников (1962) подразделяет древесные растения на две группы: имеющие корневую систему только главного корня; обладающие, кроме корневой системы главного корня, хорошо развитыми придаточными корнями (растения с комбинированной корневой системой). В первой группе он выделяет 11 типов корней. Из них для молодых древесных растений наиболее характерен первый тип, названный им стержневым.

Исследователи, изучавшие развитие структуры корневых систем в морфогенезе сеянцев, отмечали, что у однолетних сеянцев ели, березы, клена, дуба и некоторых других древесных главный корень доминирует над боковыми, определяя тем самым стержневой характер корневых систем (Дементьева, 1958; Доманская, 1958 а, б; Воробьева, 1959; Вещикова, 1964, 1966; Вахрамеева, 1965, и др.).

Приведенный литературный материал показывает, что морфологическая структура корневых систем однолетних сеянцев древесных растений изучена еще слабо. В связи с этим каждая новая работа в этом направлении имеет существенное значение.

Объекты и методы исследования

В статье приведен материал, полученный в результате пятилетнего изучения развития корневых систем у однолетних сеянцев, произрастающих в лесах Смоленской обл. (Колоднянское лесничество), за исключением ореха маньчжурского, сеянцы которого выращивались в питомнике. Объектами исследования были однолетние сеянцы *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth, *Ulmus laevis* Pall., *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L., *Juglans mandshurica* Max., *Populus tremula* L.

В районе исследования главная порода — ель, но ее чистые насаждения невелики, чаще встречаются смешанные елово-березово-осиновые леса с примесью широколиственных пород — в основном дуба, липы и клена. Сомкнутость крон — 0.5—0.7. Грунт легкого механического состава, доминируют супесчаные и песчаные почвы, но встречаются дерново-среднеподзолистые и дерново-слабоподзолистые.

Корневые системы однолетних сеянцев изучали методами «скелета» (Колесников, 1962; Вещикова, 1966) и «траншейным» (Рахтеенко, 1963, и др.). Метод скелета состоит в полной раскопке корневой системы с поверхности по ходу корней от ствола до корневых окончаний и изображении ее в горизонтальной и вертикальной проекциях. При траншейном методе рядом с главным корнем копается траншея, глубина которой превышает его окончания, затем удаляется земля около главного и боковых корней. В обоих случаях мы отмечали особенности строения главного и боковых корней, характер расположения корней второго и третьего порядков, глубину проникновения главного корня и боковых корней, диаметр корней у основания, их цвет, нарастание. Морфологические типы корневых систем зарисовывали на миллиметровой бумаге. У каждого вида изучено 10 экземпляров сеянцев (5 методом скелета и 5 траншейным методом).

Результаты исследования

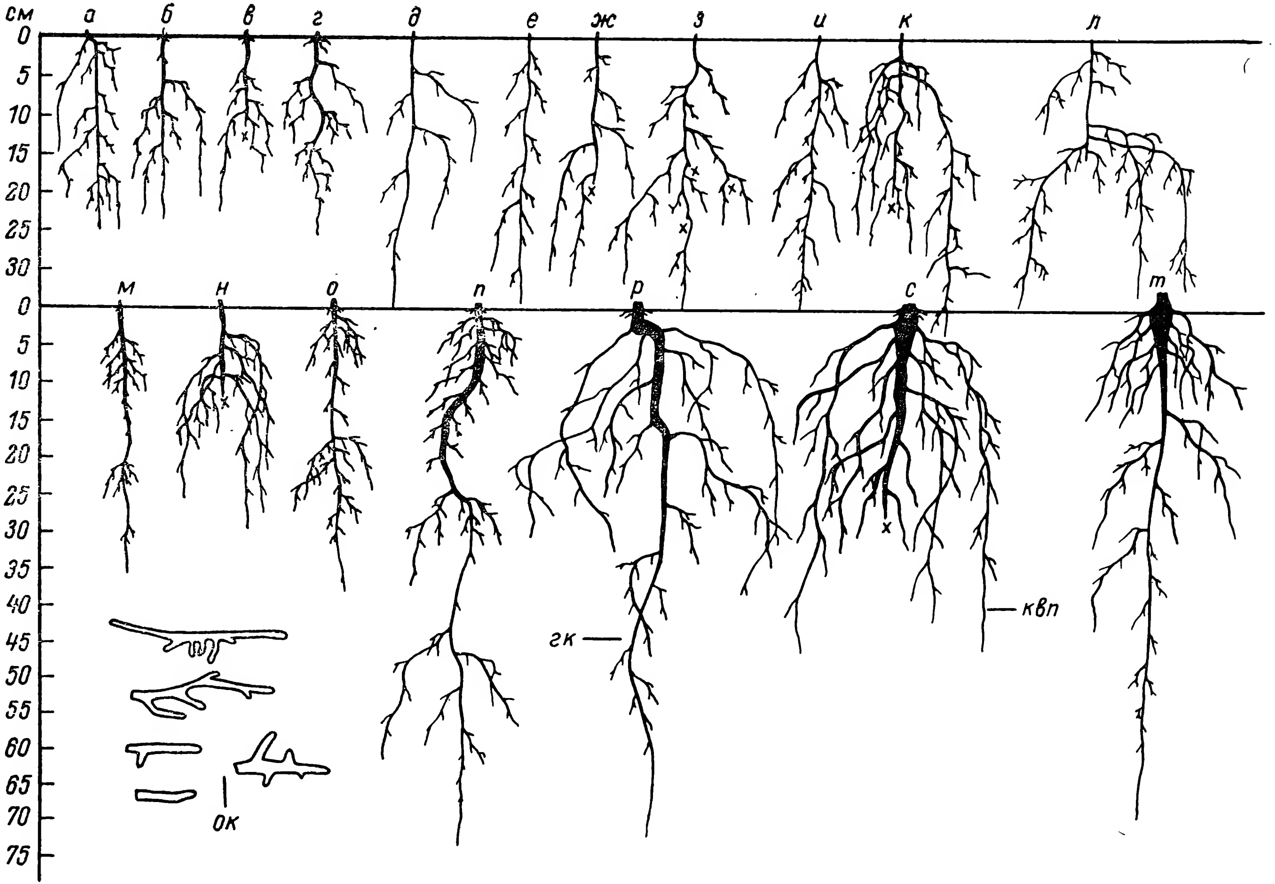
Строение корневых систем однолетних сеянцев

Описание структурных особенностей корневых систем однолетних сеянцев приводится по группам, учитывающим систематическое положение древесных растений и характерные морфологические особенности всходов, из которых образовались сеянцы.

1. Однолетние сеянцы хвойных древесных растений, образовавшиеся из гипокотильных всходов (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*).

Согласно литературным данным, корневая система однолетних сеянцев ели обыкновенной и сосны обыкновенной стержневого типа. Главный корень обильно ветвится, главный и боковые корни тонкие. Корней второго порядка образуется больше в малоплодородной почве, чем в плодородной. Поверхность корневой системы однолетнего сеянца сосны превышает поверхность корневой системы однолетнего сеянца ели в 5 раз, а пихты — в 8 раз. Сосущие корни — с эктотрофной микоризой (Сукачев, 1938; Гроздов, 1952; Турский, 1954; Патранин, 1958; Вещикова, 1966; Киселева, 1976).

По нашим наблюдениям, корневая система однолетних сеянцев ели и сосны может быть двух типов: стержневой и кистевой. В стержневой имеется главный корень, преобладающий в росте; в кистевой — главный корень отмирает на определенную часть своей длины, вызывая разрастание корней второго порядка. Отмирание верхушки главного корня, его перевершинивание — явление не столь редкое, поэтому главный корень часто бывает искривлен, извилист, меняет направление роста. Корни второго порядка закладываются сначала в основании главного корня, но они не всегда становятся самыми длинными корнями. Наиболее длинные корни второго порядка возникают позже в середине или несколько ниже середины главного корня. В связи с этим корни второго порядка могут располагаться на главном корне равномерно или самые длинные из них сосредоточены в определенных местах — в основании, середине или ближе к верхушке главного корня. На характер развития корней второго порядка заметное влияние оказывают почвенные микроусловия: увеличение или уменьшение гумусового горизонта, влажности; изменение структуры почвы; распределение минеральных солей. В направлении роста корней второго порядка отмечена такая закономерность: в основании главного корня они располагаются дигеотропно, а выше — клиногеотропно (см. рисунок, *д—ж*; *и—л*). Корни третьего порядка развиты слабо; они образуются от-



Структура корневых систем однолетних сеянцев некоторых древесных растений.

а—в — *Betula pendula*; *г* — *Ulmus laevis*; *д—ж* — *Picea abies*; *з* — *Populus tremula*; *и—л* — *Pinus sylvestris*; *м, н* — *Acer platanoides*; *о* — *Tilia cordata*; *п, р* — *Quercus robur*; *с, т* — *Juglans mandshurica*.

гк — главный корень, *ок* — обрастающие корни, *квп* — корни второго порядка.

основания до середины корней второго порядка. Их верхушки булавовидно утолщены.

2. Однолетние сеянцы лиственных древесных растений, образовавшиеся из гипокотильных всходов (*Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Ulmus laevis*, *Populus tremula*, *Tilia cordata*).

По литературным данным, корневая система однолетних сеянцев клена остролистного, березы повислой, вяза гладкого, осины обыкновенной и липы сердцевидной — стержневого типа, более или менее глубокая. Главный корень развит хорошо, корни второго порядка короткие и тонкие. Это различие особенно заметно на бедных почвах, тогда как на богатых боковые корни становятся более длинными (Сукачев, 1938; Гроздов, 1952; Турский, 1954; Ткаченко, 1955; Дементьева, 1958; Воробьева, 1959; Вахрамеева, 1974; Чистякова, 1979).

По нашим наблюдениям, у однолетних сеянцев этих растений корневая система, как правило, стержневого типа. Но у сеянцев клена и липы она нередко превращается в кистевую вследствие отмирания верхушки главного корня (см. рисунок, *н*). Главный корень может быть прямым на всем протяжении, прямым от основания до середины, а выше — извилистым или извилистым на всем протяжении. В основании он часто вместе с гипокотилем делает коленообразный изгиб.

Корни второго порядка располагаются на главном корне различным образом; отмечены следующие варианты: 1) наиболее длинные корни второго порядка довольно густо обрастают основание главного корня, выше их размеры уменьшаются до полного исчезновения (*а*, *м*); 2) наиболее длинные корни второго порядка образуются в основании и в середине главного корня (*б*, *в*, *з*); 3) главный корень от основания почти до верхушки равномерно обрастает корнями второго порядка, размеры которых постепенно уменьшаются к его верхушке (см. рисунок, *г*, *о*). Среди корней второго порядка кистевой системы (у липы) выделяются иногда длинные корни, имеющие одинаковую толщину (0.2 см) и отрастающие от главного на длину 15—20 см. По всей длине корни второго порядка обрастают корнями третьего порядка (1.0—1.5 см).

Ювенильные растения клена остролистного по сравнению с таковыми других древесных пород особенно чувствительны к почвенной влажности. У ветвей кустовидного подроста клена остролистного, соприкасающихся с землей или находящихся около поверхности земли, после дождей появляются пучки придаточных корней, которые мы назвали «эфемерными корнями». Они поглощают влагу, находящуюся в верхнем горизонте почвы, после чего отмирают. Эта же реакция на почвенную влажность наблюдается и у однолетних сеянцев клена.

Придаточные корни, возникающие в гипокотиле сеянцев березы, всегда развиты слабее боковых корней второго порядка.

Корни третьего порядка обрастают корни второго порядка равномерно, но их размеры неодинаковы. Самые длинные из них располагаются в средней части корней второго порядка. Корни четвертого порядка у однолетних сеянцев только начинают развиваться.

3. Однолетние сеянцы лиственных древесных растений, образовавшиеся из эпикотильных всходов (*Quercus robur*, *Juglans mandshurica*).

По литературным данным, отличительной чертой корневой системы сеянцев дуба черешчатого и ореха маньчжурского является их быстрый рост и ветвление. К концу вегетационного периода стержневой корень в 5—6 раз превосходит длину главного побега; главный корень образует 6—7 порядков ветвления. Толщина главного корня значительно уменьшается от основания к верхушке; боковые корни возникают в небольшом количестве, что говорит о слабом обрастании главного корня боковыми корнями второго порядка (Арнольд, 1898; Сукачев, 1938; Турский, 1954; Ткаченко, 1955; Доманская, 1958а, б).

По нашим наблюдениям, однолетние сеянцы дуба черешчатого и ореха маньчжурского формируют хорошо развитую корневую систему, главный корень которой растет геотропно. У некоторых сеянцев дуба главный корень отмирает еще в фазе проростка, тогда у них образуются два более или менее одинаково развитых стержневых корня (двухосная корневая система). Однако подобная корневая система существует лишь временно, так как один из корней становится на второй год главным, а другой корень переходит в разряд боковых или отмирает.

Главный корень по толщине и цвету различается на всем протяжении; его основание у сеянца дуба черного цвета и утолщено более или менее равномерно, у сеянца ореха оно также черного цвета, но утолщено реповидно. На отрезке около 8 см от основания толщина главного корня быстро сокращается, а от середины и до верхушки уменьшение толщины незначительно. В средней части главный корень приобретает светло-коричневый цвет, а к верхушке становится белым. Длина главного корня у хорошо развитых сеянцев достигает 75 (см. рисунок, *п*, *р*, *т*), у слабых — 50 см.

Кроме стержневой, у однолетних сеянцев дуба и ореха может формироваться кистевая корневая система. Она возникает в результате отмирания главного корня до половины длины или ниже, иногда почти до основания, это способствует ускорению роста корней второго порядка. Они наподобие кисти отрастают от оставшейся части главного корня, имеют более или менее одинаковые размеры и глубину проникновения в почву (см. рисунок, *с*).

Корневая система однолетних сеянцев этих растений разнородного типа: ее образует система главного и придаточных корней, возникающих в гипокотиле. Корни второго порядка имеют несколько зон. Первая из них — гипокотильные корни, они развиты слабо и располагаются в верхнем слое почвы. Вторая зона — корни, отходящие от основания главного корня или несколько выше, они могут быть развиты или слабо, или сильно. В первом случае они заметно короче корней следующей, более верхней зоны, во втором — это очень сильные корни второго порядка, их длина нередко достигает половины длины главного корня. Третья зона корней второго порядка может образоваться в середине или в верхней части главного корня. Корни третьей зоны развиты слабее, чем второй зоны, но могут быть и по длине одинаковыми с ними. Корни четвертой зоны формируются в верхней части главного корня, иногда они могут быть наиболее сильными. Такое расположение корней второго порядка показывает, что корневая система сеянцев дуба черешчатого и ореха маньчжурского приспособилась использовать почву на всем протяжении главного корня. Корни первой зоны располагаются дигеотропно, второй — клиногеотропно, потребляя влагу, которая остается после иссушения верхнего горизонта почвы. Чем ближе к верхушке главного корня, тем отвеснее вниз устремляются корни второго порядка, способные потреблять влагу глубоких горизонтов почвы, последние из них располагаются геотропно (см. рисунок, *п*, *р*).

Морфологические типы корневых систем однолетних сеянцев

Под корневой системой понимается вся совокупность корней различных порядков, имеющих одинаковое или различное происхождение. В морфологическом отношении у однолетних сеянцев формируются два типа корневых систем: стержневая (см. рисунок, *а*, *д*, *п*, *р*) и кистевая (*л*, *н*, *с*). Каждый тип корневой системы образован скелетными, полускелетными и обрастающими корнями. Скелетными являются главный корень и корни второго порядка, формирующие габитуальные особенности корневых систем. Порядок полускелетных корней может меняться в зависимости от характера ветвления корневой системы. При слабом ветвлении ими становятся корни третьего, а иногда и четвертого порядков, при обильном ветвлении — корни третьего-пятого порядков. Они насыщают почву и таким образом осваивают ее. Обрастающие корни — корни последнего порядка, несущие корневые волоски. Они представляют собой наиболее активные элементы корневой системы. В состав корневых систем могут входить и придаточные корни, образующиеся в гипокотиле.

В большинстве случаев главный корень заметно отличается толщиной и размерами от боковых корней, лишь главные корни сеянцев ели обыкновенной и сосны обыкновенной представляют исключение, так как у них корни первого и второго порядков слабо отличаются друг от друга.

Главный корень начинает ветвиться в основании, откуда этот процесс распространяется вверх. Ветвление его начинается раньше, чем ветвление побега. При этом формируются различные типы корневых систем. В зависимости от характера заложения в главном корне боковых корней у однолетних сеянцев выделяются следующие типы корневых систем: трехъярусная, когда наиболее развитые боковые корни сосредоточиваются в основании, середине и верхушке главного корня (см. рисунок, *м*, *п*); двухъярусная, когда ниболее развитые боковые корни располагаются в основании и середине главного корня (*о*, *т*); одноярусная, когда наиболее развитые боковые корни находятся в основании или середине главного корня (*б*, *р*); безъярусная, когда более или менее одинаково развитые корни равномерно распределяются по главному корню (*а*, *д*, *е*, *и*).

Одновременно с образованием корней второго порядка, возникающих от основания к верхушке главного корня, у сеянцев идет и другой процесс корнеобразования — от основания главного корня вверх по гипокотилю. Придаточные корни в гипокотиле образуются у сеянцев березы, вяза, липы, дуба и ореха, но они не были отмечены у сеянцев ели, сосны и клена. Эти корни всегда развиты слабо, образуются позднее и в меньшем количестве по сравнению с боковыми корнями второго порядка, формирующимися в главном корне. Несмотря на это, они выполняют важную физиологическую функцию. Располагаясь горизонтально в поверхностном слое почвы, богатом питательными веществами, они не только доставляют дополнительное минеральное питание, но и потребляют влагу кратковременных дождей.

Стержневая корневая система формируется обычно при моноподиальном нарастании главного корня, которое у изученных сеянцев древесных растений является основным. Однако главному корню нередко свойственно и симподиальное нарастание, которое совершается при отмирании его верхушки на различную длину. Различается акро-, мезо-, базисимподиальное нарастание главного корня. Даже временная потеря им верхушки вносит изменение в характер роста боковых корней второго порядка. Вначале все они растут с более или менее одинаковой скоростью, и лишь позднее один из них становится лидерным. Им может быть корень второго порядка, ближайший к месту отмирания верхушки главного корня или находящийся от нее через несколько корней. Реже среди них выделяются 2—3 наиболее сильных боковых корня разной длины. В таких случаях возникает уступчато-стержневая корневая система (см. рисунок, *ж*, *з*).

Способность корневых систем древесных растений достигать высоких порядков ветвления в первый год жизни, когда корень растет быстро, следует признать одним из убедительных доказательств наличия в них благоприятных условий для поддержания активной деятельности меристемы (Сабинин, 1949; Колесников, 1951; Доманская, 1958 а, б; Патранин, 1958; Иванов В., 1974).

Корневые системы однолетних сеянцев характеризуются многообразием структуры, которая обусловливается рядом факторов. Если оставить в стороне генетическую и онтогенетическую (характер роста корневых систем, взаимодействие органов сеянцев) особенности, то можно отметить, что разные экологические условия, к которым относятся механический состав почвы, влажность, распределение по горизонтам питательных веществ, заметно влияют на структуру корневых систем. Корни всех порядков, но особенно третьего и четвертого, энергичнее растут и обильнее ветвятся в оптимальных условиях; на главном корне образуются зоны боковых корней или небольшие группы корней, следующих друг за другом. Если таких условий нет, то от главного корня равномерно, с большими интервалами отходят корни второго порядка.

Таким образом, морфология корневых систем однолетних сеянцев в зависимости от характера развития главного и боковых корней может быть различной. В связи с этим у них можно выделить три подтипа стержневой корневой системы: 1) главный корень по силе развития заметно превосходит корни второго порядка (см. рисунок, *м*, *п*, *р*, *т*); 2) главный корень лишь немного превосходит корни второго порядка (*а*, *б*, *г*, *е*); 3) главный корень по силе развития не отличается от корней второго порядка, (*д*, *ж—и*).

По происхождению выделены однородные и разнородные корневые системы. У однородной корневой системы все корни имеют одинаковое происхождение (ель, сосна, клен); разнородная корневая система отличается тем, что в состав ее входят придаточные корни, образовавшиеся на гипокотиле (береза, дуб, орех).

Форма корневых волосков разнообразна не только у сеянцев различных видов древесных растений, но и у однолетних сеянцев одного вида. Нами выделены следующие формы корневых волосков: цилиндрическая, булавовидная, коленообразная, дугообразная, извилистая, спиральная, дихотомическая и гребневидная.

Если принять размер главного побега за единицу, то длина главного корня превосходит его у березы в 2—3 раза, у вяза и ели — в 3—4, у сосны — в 4—5, у дуба и ореха — в 5—6, у липы и клена — в 10—12 раз.

Глубина проникновения главного корня в почву варьирует как у сеянцев разных видов, так и у сеянцев одного вида. Это определяется онтогенетическими изменениями и различными условиями почвенной среды. У слабых сеянцев и в случае произрастания их на бедной и тяжелой почве корневая система может быть развита в 2 раза слабее, чем у хорошо развитых сеянцев. Например, у слабого сеянца ели обыкновенной главный корень достигает 12—15, а у сильного — 25 см; слабый сеянец дуба черешчатого имеет главный корень 45, а сильный — 75—80 см длины.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Изучение морфологического строения корневых систем у однолетних сеянцев хвойных и лиственных древесных растений, образовавшихся из гипокотильных всходов, и лиственных древесных растений, образовавшихся из эпикотильных всходов, показало, что от первой группы к третьей у корневых систем происходит увеличение глубины проникновения в почве, мощности развития или увеличение объема и морфологического разнообразия корневых систем.

2. У однолетних сеянцев древесных растений формируется однородная или разнородная корневые системы. Все корни однородной корневой системы имеют одинаковое происхождение; разнородная корневая система отличается тем, что в состав ее входят придаточные корни, образовавшиеся в гипокотиле.

3. В морфологическом отношении можно выделить два типа корневых систем однолетних сеянцев: стержневую и кистевую; по способу образования боковых корней — трехъ-, двухъ-одноярусную и безъярусную; по характеру нарастания — моноподиальную и симподиальную.

4. Полиморфизм корневых систем однолетних сеянцев определяется различием в росте и развитии главного и боковых корней, разнообразием почвенных условий. Пластичность корневых систем повышает приспособительные возможности однолетних сеянцев.

ЛИТЕРАТУРА

Арнольд Ф. К. (1898). Русский лес. 1. Изд. 2-е. СПб. — Вахрамеева М. Г. (1965). Морфогенез корневой системы подроста остролистного клена. Докл. ТСХА, 102. — Вахрамеева М. Г. (1974). Клен остролистный. В кн.:

Биологическая флора Московской области, 1. М., Изд. МГУ. — Вещикова Т. В. (1964). Сезонный рост и формирование корневой системы ели обыкновенной в таежной зоне европейской части СССР. Бюл. МОИП, отд. биол., 69, 1. — Вещикова Т. В. (1966). Некоторые данные по формированию корневой системы ели европейской. Тр. Унив. дружбы народов им. П. Лумумбы, 14, 1. — Вомперский С. Э. (1959). Особенности строения корневой системы *Pinus sylvestris* на осушенных торфяных почвах. Бот. ж., 44, 1. — Воробьева Т. И. (1959). Некоторые данные по формированию корневой системы березы пушистой, березы бородавчатой, березы извилистой и березы карликовой в процессе индивидуального развития. Бюл. МОИП, отд. биол., 64, 3. — Гроздов Ю. Д. (1952). Дендрология. М.; Л., Гослесбумиздат. — Дементьева М. Г. (1958). Некоторые биологические особенности остролистного клена в различных местообитаниях. Бюл. МОИП, отд. биол., 63, 5. — Доманская Н. П. (1958а). Формирование корневой системы черешчатого дуба. ДАН СССР, 119, 6. — Доманская Н. П. (1958б). Нарастание в длину скелетных корней дуба *Quercus robur* L. Биол. науки, 4. — Иванов В. Б. (1974). Клеточные основы роста растений. М., Наука. — Иванов Л. А. (1953). О сосущем аппарате корня древесных пород СССР. ДАН СССР, 93, 4. — Киселева К. В. (1976). Ель европейская. В кн.: Биологическая флора Московской области. М., Изд. МГУ. — Колесников В. А. (1951). Плодоводство Крыма. Симферополь, Крымиздат. — Колесников В. А. (1962). Корневая система плодовых и ягодных растений и методы ее изучения. М., Сельхозгиз. — Колосов Н. И. (1939). Способ определения поглощающей поверхности корней. Сов. агроном, 12. — Колосов Н. И. (1947). Формирование корня как органа поглощения в процессе развития растения. ДАН СССР, 58, 6. — Кощеев А. Л. (1952). Лесоводственное значение придаточных корней древесных пород. Лес. хоз., 9. — Красильников П. К. (1956). Придаточные корни и корневая система у кедра в Центральных Саянах. Бот. ж., 41, 8. — Красильников П. К. (1962). К вопросу о классификации подземных органов деревьев и кустарников. Пробл. бот., 6. М.; Л., Изд. АН СССР. — Лобанов Н. В. (1953). Микотрофность древесных растений. М., Сов. наука. — Огиевский В. В. (1958). Влияние условий местопроизрастания на строение корневой системы в 17—20-летних культурах сосны (*Pinus sylvestris* L.) Ленинградской области. Бот. ж., 43, 11. — Патранин А. В. (1958). Некоторые особенности в строении корневых систем сосны в боровых типах условий местопроизрастания Вологодской области. Лесн. ж., 2. — Рахтеенко И. Н. (1963). Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений. Минск, изд. АН БССР. — Сабинин Д. А. (1949). О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. М.; Л., Сов. наука. — Светлов Н. Ф. (1931). Исследование влияний условий местопроизрастания на корневую систему сосны в институтском (б. Парголовском) учебном леспромхозе. Тр. ТСХА, 38, 1. — Сукачев В. Н. (1938). Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., Гослесбумиздат. — Ткаченко М. Е. (1955). Общее лесоводство. М.; Л., Гослесбумиздат. — Тольский А. П. (1907). Материалы по изучению строения и жизнедеятельности корней сосны. Тр. по лесн. оп. делу, 3. — Тольский А. П. (1911). Материалы по изучению строения и развития корней у отдельных сосен в насаждениях Бузулукского бора. Тр. по лесн. оп. делу, 32. — Турский М. К. (1954). Лесоводство. М., Изд. с.-х лит. — Шуманов В. С. (1946). Форма корневой системы дуба в связи с условиями произрастания. Лес. хоз., 9. — Чистякова А. А. (1979). Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. Бюл. МОИП, отд. биол., 84, 1.

Симферопольский государственный университет. Поступило 26 X 1979.

УДК 582.992. (479.242+479.25)

М. Э. Оганесян

РОДЫ *CAMPANULA* И *SYMPHYANDRA* (*CAMPANULACEAE*) В ЮЖНОМ ЗАКАВКАЗЬЕ

M. E. OGANESIAN. THE GENERA *CAMPANULA* AND *SYMPHYANDRA* (*CAMPANULACEAE*) IN SOUTHERN TRANSCAUCASIA

Произведена ревизия видового состава родов *Campanula* и *Symphyandra* в Южном Закавказье в свете политипической концепции вида. Установлено, что род *Campanula* представлен в данном регионе 19 видами, а род *Symphyandra* — 2. Приводятся конспект родов *Campanula* и *Symphyandra* в Южном Закавказье и ключ для определения видов *Campanula*.

Кавказские представители сем. *Campanulaceae* Juss. изучали многие авторы. Полный для своего времени обзор в мировом масштабе был сделан A. L. P. P. de Candolle (1830, 1839). Отдельные работы посвятили колокольчиковым Кавказа F. Ruprecht (1866), E. Trautvetter (1866, 1873, 1879). Остальные работы по данному семейству в основном относятся к региональным «Флорам». Особенно ценна обработка E. Boissier (1875) во «Flora Orientalis». Не утратила своего значения обработка А. В. Фомина во «Flora caucasica critica» (1903—1907). Монографический характер имеет прекрасная обработка сем. *Campanulaceae* Ан. А. Федорова во «Флоре СССР» (1957). Много ценных работ посвятила кавказским представителям рода *Campanula* s. l. А. Л. Харадзе (1949, 1970, 1976). Из работ, посвященных колокольчиковым сопредельных стран, выделяется обработка *Campanulaceae* J. Damboldt (1979) во «Флоре Турции». Из работ более частного характера можно отметить работы Л. Б. Сердюковой (1976, 1977). В самое последнее время опубликован ряд статей, посвященных пересмотру системы рода *Campanula* s. l. (Шулькина, 1979; Колаковский, 1979, 1980 а, б, в; Колаковский, Сердюкова, 1980).

Однако, несмотря на хорошую изученность, определение видов родов *Campanula* и *Symphyandra* стало, по выражению В. П. Бочанцева и С. Ю. Липшица (1955), «монополией отдельных специалистов». Причины этого не только объективные (высокий полиморфизм), но и субъективные. В советской ботанике долгое время господствовала монотипическая концепция вида, принятая как основа при составлении «Флоры СССР» (Комаров, 1934; Юзепчук, 1958; Бобров, 1965; Скворцов, 1972). Универсальным для авторов «Флоры СССР» являлся метод видовых рядов Максимовича—Комарова (см.: Бобров, 1959; Еленевский, 1969), по которому филогенетически близкие мелкие виды (географические расы) группируются в ряды (series). Исходя из взглядов В. Л. Комарова на вид, ряд должен состоять из викарных (аллопатрических) единиц. Однако это требование выдерживалось не всеми авторами. Если понятие ряда утрачивает первоначальный смысл вследствие смешения в одном ряду симпатрических рас, то сами расы теряют определенность. Описывается большое число «мнимых видов», представляющих собой на самом деле полиморфные варианты, формы, не имеющие таксономического значения. Основная причина такого видодробительства, которое в свое время вызвало острую критику (Грубов, 1955; Бочанцев, Липшиц, 1955) — игнорирование ареала. Но даже при строгом соблюдении принципа викаризма ботаник-монотипист объединяет в ряды самые различные таксономические единицы. Это могут быть и виды, и подвиды, и гибридные популяции. Эти тенденции, подробно рассмотренные рядом авторов (Тахтаджян и др., 1965; Еленевский, 1969, 1978; Скворцов, 1972), проявились и в систематике сем. *Campanulaceae*. Применение политипической концепции больше отвечает теоретическому представлению о виде и дает ряд практических преимуществ, особенно в достаточно хорошо изученных группах.

Целью нашей работы являлся критический пересмотр видового состава родов *Campanula* и *Symphyandra* в Южном Закавказье в свете политипической концепции вида (см. Габриэлян, 1967; Еленевский, 1969, 1978; Майр, 1971, 1974; Аветисян, 1975). Подвид мы считаем единственной внутривидовой категорией и принимаем следующее его определение: «подвид — совокупность фенотипически сходных популяций некоторого вида, населяющих часть ареала этого вида и таксономически отличных от других популяций того же вида. Подвид не является единицей эволюции, за исключением тех случаев, когда он совпадает с географическим или каким-либо иным изолятом. Обычно подвиды аллопатричны и аллохронны» Майр, 1971 : 57).

Виды изучались в природе во время экспедиций 1977—1979 гг. Кроме того, изучен материал гербариев Ботанического института АН СССР (LE), Институтов ботаники АН АрмССР (ERE), АН ГрузССР (TBI), АН АзербССР (BAK), Государственного музея Грузии (TGM), а также определено большое количество необработанного гербарного материала, накопившегося за ряд лет в отделе систематики Института ботаники АН АрмССР.

Мы в основном следуем системе, принятой J. Damboldt (1976, 1979), который в свою очередь использовал секционное деление А. Л. Харадзе (1949, 1976) и Ан. А. Федорова (1957). Состав секций *Saxicolae* и *Rupestres* принимается в соответствии с данными А. Л. Харадзе (1976). Приводится только та видовая синонимика, по которой существуют расхождения с Федоровым (1957), Харадзе (1976) и Damboldt (1979).

Распространение по Армении указано по следующим флористическим районам (Тахтаджян, 1954): В.-Ахур. (Верхне-Ахурянский), Шир. (Ширакский), Араг. (Арагацский), Лори (Лорийский), Иджев. (Иджевано-Шамшадинский), Апар. (Апаранский), Севан (Севанский), Гег. (Гегамский), Ерев. (Ереванский), Дар. (Даралегисский), Занг. (Зангезурский), Мегри (Мегринский).

Ниже даются конспекты родов *Campanula* и *Symphyandra* Южного Закавказья (АрмССР и НахАССР) и ключ для определения видов рода *Campanula* этого региона.

Genus *Campanula* L. 1753, Sp. Pl.: 163; idem, 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 77.
Lectotypus: *C. latifolia* L.

Subgen. *Campanula*. — Sect. *Medium* DC. 1805, in Lam. et DC., Fl. Fr. ed. 3, 3 : 706, s. l. — Sect. *Eucodon* A. DC. 1830, Monogr. Camp. : 214, 251, p. p. — Sect. *Medium* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 893.

Typus: *C. latifolia* L.

Sect. *Quinqueloculares* (Boiss.) Phitos ex Damboldt, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 35, 1 : 40.

Typus: *C. medium* L.

1. *C. crispa* Lam. 1785, Encycl. Méth. Bot. 1 : 581.

Typus: [Kars] «Campanula orientalis, foliorum crenis amplioribus et crispis, flore patulo», Tournefort (P, Herb. Tourn. 335).

Распространение: В.-Ахур., Шир., Араг.?, Лори, Апар., Гег., Ерев. Армянский элемент.

Sect. *Campanula*. — Sect. *Eucodon* A. DC. 1830, Monogr. Camp. : 251, p. p. incl. typo. — *Trachelioideae* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 894, stat. indefinit. — Ser. *Trachelioideae* (Boiss.) Fomin, 1906, Fl. Cauc. Crit. 4, 6 : 81. — Sect. *Trachelioideae* (Boiss.) Char. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 28. — Subsect. *Eucodon* (A. DC.) Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 191.

Typus: *C. latifolia* L.

2. *C. latifolia* L. 1753, Sp. Pl. : 165.

Typus: «In Angliae, Sueciae montosis, sepibus» (Herb. Linn. 221/29).

Распространение: Лори, Иджев., Апар., Севан, Гег., Дар., Занг., Мегри. Евросибирский элемент.

3. *C. rapunculoides* L. 1753, Sp. Pl. : 165. — *C. cordifolia* C. Koch, 1847, Linnaea, 19 : 22. — *C. grossheimii* Char. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 29.

Typus: «In Helvetia, Gallia» (Herb. Linn. 221/30).

Распространение: все районы Армении и НахАССР. Евросибирский элемент.

4. *C. bononiensis* L. 1753, Sp. Pl. : 165.

Typus: «In Baldi Lessinensium jugis, Bononiae».

Распространение: Шир., Араг., Иджев., Апар., Севан, Гег., Ерев., Дар., Занг., Мегри, НахАССР. Евросредиземноморский элемент.

Sect. *Sibiricae* (Fomin) Char. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 24.

Typus: *C. sibirica* L.

5. *C. sibirica* L. 1753, Sp. Pl. : 167.

Typus: «In Sibiria. D. Gmelin».

Ssp. *hohenackeri* (Fisch. et C. A. Mey.) Damboldt, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 35, 1 : 45.

Typus: «Prope Kobi legit Hohenacker» (LE!); «Kobi. Caucas. septentr. Hohenacker» 3897 (iso. TGM 44 682!).

Распространение: В.-Ахур., Шир., Лори, Иджев., Апар., Севан, Дар., Занг., Мегри. Малоазийско-кавказский элемент.

Sect. *Involucratae* (Fomin) Char. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 30.

Typus: *C. glomerata* L.

6. *C. glomerata* L. 1753, Sp. Pl. : 166. — *C. oblongifolia* (C. Koch) Char. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 30. — *C. trautvetteri* Grossh. ex Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 463, 208.

Typus: «In Angliae, Galliae, Sueciae pratis aridis».

Распространение: все районы Армении и НахАССР. Евросибирский элемент.

Sect. *Elatae* (Boiss.) Damboldt, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 35, 1 : 41.

Typus: *C. alliariifolia* Willd.

7. *C. sclerotricha* Boiss. 1843, Diagn. Pl. Or. Nov., ser. 1, 2 : 66.

Typus: «In hortis umbrosis Persiae borealis prope Derbend jugi Elbursensis, 12 VII 1843, Kotschy 502» (G; iso. K. LE!).

Распространение: НахАССР (Ордубад). Переднеазиатский элемент.

8. *C. alliariifolia* Willd. 1798, Sp. Pl. 1 : 910.

Typus: «Campanula alliariae folio, flore oblongo purpurescente», Gundelsheimer (B, Herb. Willd. 3843).

Распространение: Лори, Иджев. Эвксинский элемент.

Sect. *Latilimbus* (Fed.) Damboldt, 1976, Notes Roy, Bot. Gard. Edinb. 35, 1 : 41.

Typus: *C. collina* Sims.

9. *C. collina* Sims, 1806, Curtis's Bot. Mag. 24 : tab. 927. — *C. collina* Bieb. 1808, Fl. Taur. Cauc. 1 : 152.

Примечание. Вид описан по растениям, выращенным из семян, полученных с Кавказа. Типа не существует. Вероятно, им может служить хороший рисунок в работе Sims.

Распространение: В.-Ахур., Шир.?, Лори, Иджев., Апар., Севан (между Красносельском и Шоржей). Эвксинский элемент.

Sect. *Symphyandriformes* (Fomin) Char. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 17.

Typus: *C. kolenatiana* C. A. Mey. ex Rupr.

10. *C. bayerniana* Rupr. 1866, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 188.

Ssp. *bayerniana*. — *C. takhtadzhianii* Fed. 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15 : 374. — *C. elegantissima* Grossh. 1933, Тр. Бот. инст. Азерб. фил. АН СССР, 1 : 56.

Typus: «Karabach, in alpinis and Tuman, prope Schachaus ex oriente ab urbe Ordubad, 1881, Bayern» (LE!).

Распространение: Севан (юг), Гег., Дар., Занг., НахАССР. Атропатенский элемент.

Ssp. *choziatowskyi* (Fomin) Oganesian stat. nov. — *C. choziatowskyi* Fomin, 1904, Тр. Тифл. бот. сада, 6, 3 : 38.

Neotypus: «Окрестности оз. Гокчи, скалы по берегу р. Занги, близ сел. Арзакент, 22 VII 1903, А. Фомин» (neo. TBI!).

Распространение: Апар., Севан (зап.), Гег., Ерев. Североатропатенский элемент.

Sect. *Rupestres* (Boiss.) Char. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 24.

Typus: *C. petrophila* Rupr.

11. *C. karakuschensis* Grossh. 1939, Изв. Азерб. фил. АН СССР, 1—2 : 118. — *C. minsteriana* Grossh. 1936, Тр. Бот. инст. Азерб. фил. АН СССР, 2 : 257, nom. propter monstrosiatem typi rejiciendum. — *Fedorovia karakuschensis* (Grossh.) Kolak. 1980, Сообщ. АН ГрузССР, 97, 3 : 686. — *Theodorovia karakuschensis* (Grossh.) Kolak. 1980, Сообщ. АН ГрузССР, 98, 3 : 653, comb. invalid.

Typus: «Transcaucasia, respublica Nachitschevan, prope p. Karakusch, in calcareis, 30 V 1934, L. Prilipko» (BAK!, iso. LE!, TBI!).

Примечание. Вид *C. minsteriana* описан по скудному и неполноценному материалу (в бутонах, цветки 4-мерные): «Transcaucasia, Nachrespublica, prope st. viae ferr. Negram, in rupestribus, 24 V 1933, L. Prilipko» (BAK!, iso. LE!). Габитус растения, форма листьев, зубцов и придатков чашечки, местонахождение свидетельствуют о конспецифичности этого вида с *C. karakuschensis*. Хотя название *C. minsteriana* является приоритетным, наличие уродливости у типовых образцов заставляет нас принять название *C. karakuschensis*, а *C. minsteriana* отнести в его синонимы. А. А. Колаковский (1980б) выделил *C. karakuschensis* в монотипный род *Fedorovia* Kolak. Однако это название является позднейшим омонимом *Fedorovia* Yakovl. (1971, Бот. журн. 56,5 : 656). Переименование *Fedorovia* в *Theodorovia* Kolak. было осуществлено не по правилам (Колаковский, 1980в), а потому является недействительным. Таким образом, этот таксон в ранге рода в настоящее время не имеет названия. Выделение *C. karakuschensis* в отдельный род обосновывается необычным механизмом вскрывания коробочки. Хотя наши анатомические исследования завязи колокольчиков подтверждают существование отличий у *C. karakuschensis*, решение вопроса о ранге данного таксона требует детального морфолого-анатомического исследования плодов колокольчиковых у огромного числа видов. Вызывает сомнения монотипность этого рода, так как во «Флоре Турции» приводится ряд очень близких к *C. karakuschensis* видов (*C. bornmuelleri* Náběl., *C. hakkiarica* P. H. Davis и др.). До проведения специальных исследований мы воздерживаемся от признания этого рода и рассматриваем вид *C. karakuschensis* вслед за Харадзе (1976) в составе секции *Rupestres*.

Распространение: Дар., НахАССР. Атропатенский элемент.

Sect. *Scapiflorae* (Boiss.) Char. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 25.

Typus: *C. ciliata* Stev.

12. *C. tridentata* Schreb. 1766, Icon. Descr. Pl. Dec. 1 : 3, tab. 2. Ssp. *tridentata*.

Typus: «In cappadocia» (Tournefort.)

Распространение: В.-Ахур., Араг., Лори, Иджев., Апар., Севан, Гег., Дар., Занг., Мегри, НахАССР. Малоазийско-малокавказский элемент.

Ssp. *biebersteiniana* (Roem. et Schult.) Oganesian stat. nov. — *C. biebersteiniana* Roem. et Schult. 1819, Syst. Veg. 5 : 147.

Typus: «In rupestribus alpium caucasicarum».

Кавказский элемент.

Примечание. Просмотренный нами по этому виду обширный материал показывает, что *C. biebersteiniana* отличается от *C. tridentata* в основном более крупными размерами растения, в особенности венчика (3—4 см дл. у *C. biebersteiniana*, 1.5—2(2.5) см дл. у *C. tridentata*) и более густым и длинным опушением краев зубцов и придатков чашечки и краев листьев. Эти признаки, конечно, недостаточны для выделения вида, к тому же существуют переходные формы. Однако признаки хорошо коррелируют с географическим распространением, что позволяет нам принять вид *C. tridentata* с двумя подвидами: ssp. *tridentata* и ssp. *biebersteiniana*. Ssp. *biebersteiniana* распространен на Большом Кавказе, а ssp. *tridentata* — на Малом Кавказе и в Малой Азии. Формы, встречающиеся в Триалетии, являются переходными, но ближе к ssp. *biebersteiniana*, в Джавахетии же распространен уже типичный ssp. *tridentata*.

13. *C. aucheri* A. DC. 1839, in DC., Prodr. 7, 2 : 460.

Typus: «In montibus Armeniae, Aucher» (G, Herb. DC.).

Распространение: все районы Армении (кроме Ерев.), НахАССР. Малоазийско-кавказский элемент.

Sect. *Saxicolae* (Boiss.) Char. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 20.

Lectotypus: *C. lehmanniana* Bunge.

14. *C. radula* Fisch. ex Tchich. 1860, Asie Mineure, 3, 2 : 395. — *C. coriacea* Boiss. et Kotschy ex P. H. Davis, 1962, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24, 1 : 30, tab. 5.

Typus: «Kurdistan, Berg Gara, 10 aug., Th. Kotschy, N⁰ 623» (LE!).

Распространение: Ерев., Дар., НахАССР. Атропатено-курдо-загросский элемент.

15. *C. massalskyi* Fomin, 1905, Fl. Cauc. Crit. 4, 6 : 78. — *C. ketzchovelii* Sosn. ex Char. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 20.

Typus: «Карсская область, Кагызманский округ, по р. Дигор-чай, Беш-Килиса, по скалам, 7 июля 1886, В. Массальский» (LE!, iso. LE!, TBI!).

Распространение: Шир. (гора Богутлу). Североатропатенский элемент. Узкий эндемик.

Subgen. *Megalocalyx* Damboldt, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 35, 1 : 43. — *Annuae* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 895, p. p. excl. typo, stat. indefinit. — Sect. *Annuae* (Boiss.) Char. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 32, p. p. excl. typo. — Subsect. *Annuae* (Boiss.) Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 189, p. p. excl. typo.

Typus: *C. strigosa* Banks et Soland.

16. *C. propinqua* Fisch. et C. A. Mey. 1835, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 2 : 32.

Typus: «In locis siccis aridis distr. Khoi, 11 V 1828, Szovits» (LE!); «In sterilibus siccis lapidosis distr. Khoi, prov. Aderbeidzhan, 11 V 1828, Szovits N⁰ 214» (iso. LE!).

Распространение: Дар., НахАССР. Западнопереднеазиатский элемент.

Subgen. *Roucela* (Dumort.) Damboldt, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 35, 1 : 43. — *Roucela* Dumort. 1822, Comm. Bot. : 14. — *Annuae* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 895, p. p. incl. typo, stat. indefinit. — Sect. *Annuae* (Boiss.) Char. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 32, p. p. incl. typo. — Subsect. *Annuae* (Boiss.) Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 189, p. p. incl. typo.

Lectotypus: *C. erinus* L.

17. *C. erinus* L. 1753, Sp. Pl. : 169.

Typus: «In Italia, Galloprovincia, Monspelii» (Herb. Linn. 221/79).

Распространение: Мегри (с. Алдара). Средиземноморский элемент.

Subgen. *Rapunculus* (Fourr.) Char. 1970, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 28 : 100. — *Rapunculus* Fourr. 1869, Ann. Soc. Linn. Lyon, ser. nov. 7 : 111. — Sect. *Rapunculus* (Fourr.) Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 895.

Typus: *C. rapunculus* L.

Sect. *Rapunculus*. — Ser. *Rapunculiformes* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 305, decsr. ross.

Typus: *C. rapunculus* L.

18. *C. rapunculus* L. 1753, Sp. Pl. : 164.

Typus: «In Helvetia, Anglia, Gallia» (Herb. Linn. 221/10).

Ssp. *lambertiana* (A. DC.) Rech. fil. 1965, Fl. Iran. 13 : 34.

Typus: «In provincia persica dicta Ghilan, Lambert».

Распространение: Занг. (с. Н. Анд), Мегри (между с. Шванидзор и горой Гюмаранц). Гиркано-эвксинский элемент.

19. *C. stevenii* Bieb. 1819, Fl. Taur. Cauc. 3 : 138.

Ssp. *stevenii*.

Typus (syntypi): «In Caucasi orientalis subalpinis pago Chinalug viciniis, nec non in Iberia» (Bieb., l. c.); «Ex Iberia comm. Fischer 1817» (LE!).

Распространение: все районы Армении, НахАССР (Биченах). Кавказский элемент.

Ssp. *beauverdiana* (Fomin) Rech. fil. et Schiman—Czeica, 1965, Fl. Iran. 13 : 36.

Neotypus: «Armenia turcica. Szandshak Gümuschkhane. Kirkpauli, in montosis, 28 V 1894, P. Sintenis N°5647» (neo. W; iso. B, E, LD, TGM 3280!).

Примечание. А. В. Фомин (1905) при диагнозе вида *C. beauverdiana*, а также во «Flora caucasica critica» (1907) не указывает типа. K. H. Rechinger и H. Schiman-Czeika (1965), а позже Damboldt (1979) за неотип этого таксона принимают тип *C. stevenii* var. *vesiculosa* Bornm. (1907, Bull. Herb. Boiss. 7 : 794): «Kirkpauli, in montosis, 28 V 1894, P. Sintenis № 5647» (W; iso. B, E, LD, TGM 3280!). Экземпляры P. Sintenis Фомин (1907) цитирует как эксикаты.

Распространение: Шир., Севан, Гег., Ерев., Дар., Мегри, НахАССР. Армено-атропатенский элемент.

Сомнительный и исключенный вид

C. ruprechtii Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 905.

Ан. А. Федоров (1957) вид *C. ruprechtii* приводит для Южного Закавказья (Зангезурский хребет и гора Алагез в Даралагезе). Однако этот материал (LE) отнесен нами к *C. tridentata*, а образцы, хранящиеся в TBI и определенные А. Л. Харадзе как *C. ruprechtii*, отнесены нами к *C. aucheri*. Во «Флоре Ирана» *C. ruprechtii* приводится согласно данным Федорова («sec. Fedorov»). Таким образом, если исключить кавказский материал, единственным известным образцом этого вида будет типовой: «In alpibus gilanensis, Gmelin» (LE!), который по строению листа похож на *C. aucheri*, а по габитусу — на *C. tridentata*. Скорее всего, это уклоняющийся экземпляр *C. aucheri* или *C. tridentata*. Данных о распространении видов группы *Scapiflorae* во «Флоре Ирана» нет. Интересно, что E. Boissier (1875) для *C. aucheri* под вопросом приводит образец «In alpibus prov. Gilan Persiae? (Auch. 2906, specimina incompleta fructifera)». Для окончательного решения вопроса о самостоятельности вида *C. ruprechtii* требуются исследования в классическом местообитании. Во всяком случае во «Флоре СССР» этот вид отсутствует.

Genus *Symphyandra* A. DC. 1830, Monogr. Camp.: 365.

Typus: *S. cretica* A. DC.

Sect. *Otocalyx* A. DC. 1839, in DC., Prodr. 7, 2 : 494.

Typus: *S. pendula* (Bieb.) A. DC.

1. *S. armena* (Stev.) A. DC. 1830, Monogr. Camp.: 367. — *S. daralaghezica* Grossh. 1933, Тр. Бот. инст. Азерб. фил. АН СССР, 1 : 57.

Typus: «In rupium fissuris circa Gandsham, Steven» (H).

Распространение: Араг., Апар., Севан, Дар., Занг., Мегри, НахАССР. Атропатенский элемент.

Sect. *Parageranion* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 468, 339.

Typus: *S. zangezura* Lipsky.

2. *S. zangezura* Lipsky, 1894, Тр. Петерб. бот. сада, 13, 2 : 317. Typus: «Елизаветпольская губ., Зангезурский у., Пирдаудан, 23 VII 1893, В. Липский» (LE!).

Распространение: Занг., Мегри, НахАССР. Эндемик. Североатропатенский элемент.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *CAMPANULA* ЮЖНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

1. Завязь 5-гнездная, рыльце 5-надрезное . . . . . .*C. crispa* Lam.
+ Завязь 3-гнездная, рыльце 3-надрезное 2
2. Однолетники 3
+ Многолетники или двулетники 4

3. Чашечка с крупными придатками . . . . *C. propinqua* Fisch. et C. A. Mey.

+ Чашечка без придатков . . . . *C. erinus* L.

4. Коробочка вскрывается верхушечными порами; зубцы чашечки длинные, придатков нет 5

+ Коробочка вскрывается базальными створками; зубцы чашечки различной длины, придатки есть или их нет 7

5. Зубцы чашечки равны венчику или длиннее его, по краю зубчатые; цветки в колосовидном или метельчатом соцветии . . . . *C. rapunculus* L. ssp. *lambertiana* (A. DC.) Rech. fil.

+ Зубцы чашечки короче венчика, цельнокрайные; стебли 1-, редко 2—4-цветковые 6

6. Трубка чашечки голая . . . . . . *C. stevenii* Bieb. ssp. *stevenii*

+ Трубка чашечки покрыта пузыревидными волосками . . .*C. stevenii* Bieb. ssp. *beauverdiana* (Fomin) Rech. fil. et Schiman—Czeika

7. Придатков чашечки нет 8

+ Придатки есть, иногда очень маленькие, в виде складки 12

8. Цветки в головковидном тирсе . . . . *C. glomerata* L.

+ Цветки в кисти, иногда редуцированной до одного цветка 9

9. Цветки 4—6 см дл., в короткой кисти; растение (80) 100—150 см выс.; стеблевые листья широкояйцевидные . . . . *C. latifolia* L.

+ Цветки мельче, как и все растение 10

10. Листья снизу более или менее серовойлочные; цветки в густой кисти, по 3 в пазухе листа . . . . *C. bononiensis* L.

+ Листья голые или опушенные с двух сторон более или менее равномерно; кисть однобокая; цветки по одному в пазухе листа . . . 11

11. Розеточные листья сердцевидно-яйцевидные; кисть обычно многоцветковая; растение 20—100 см выс. . . . . *C. rapunculoides* L.

+ Розеточные листья продолговатые, с клиновидным или почковидным основанием; кисть 1—6-цветковая; растение 10—20 см выс. . . . . *C. collina* Sims

12. Цветки одиночные 13

+ Цветки в соцветии 14

13. Венчик ярко-фиолетовый, иногда голубой, но всегда с белым пятном у основания; розеточные листья ланцетные, заостренные (редко более или менее округлые или лопатчатые), постепенно оттянутые в черешок, цельнокрайные или зубчатые (городчатые); растение более или менее равномерно и коротко опушено . . . . *C. aucheri* A. DC.

+ Венчик сиренево-голубой, окраска постепенно темнеет к его краям; розеточные листья продолговато-лопатчатые (черешок не выражен), с 3—5 зубчиками на верхушке; листья, зубцы и придатки чашечки опушены по краям длинными ресничками . . . . *C. tridentata* Schreb. ssp. *tridentata*

14. Цветки молочно-белые, в гербарии слегка желтеющие, в однобокой кисти; розеточные и нижние стеблевые листья длинночерешковые, сердцевидно-яйцевидные, густо опушенные (как и все растение), снизу беловойлочные . . . . *C. alliariifolia* Willd.

+ Цветки другого цвета 15

15. Зубцы и придатки чашечки по краям со щетинистыми беловатыми ресничками 16

+ Зубцы и придатки чашечки голые или опушенные, иногда с курчавыми волосками по краям, но без щетинистых ресничек 17

16. Прикорневые листья широкояйцевидные, с неглубоко сердцевидным основанием; соцветие — короткая малоцветковая кисть . . . . *C. sclerotricha* Boiss.

+ Прикорневые листья лопатчатые; соцветие метельчатое, многоцветковое . . . . *C. sibirica* L. ssp. *hohenackeri* (Fisch. et C. A. Mey.) *Damboldt*

17. Листья толстоватые 18
+ Листья обычные 19
18. Все растение, включая венчик, шероховатое от короткого жесткого опушения, сизо-зеленое . . . . *C. radula* Fisch. ex Tchich.
+ Растение сильно опушенное, но бархатистое; листья сверху зеленые, снизу серовойлочные . . . . *C. massalskyi* Fomin
19. Розеточные листья лопатчатые, клиновидно оттянутые в черешок; растение образует подушковидные дерновины . . . . *C. karakuschensis* Grossh.
+ Розеточные листья яйцевидно-сердцевидные, длинночерешковые; растение не образует подушковидных дерновин 20
20. Венчик 2.5—3.5 см дл.; длина/ширина зубцов чашечки 2 : 1—1.5 : 1; растение всегда голое . . . . *C. bayerniana* Rupr. ssp. *choziatowskyi* (Fomin) Oganesian
+ Венчик 1.5—2.5 см дл.; длина/ширина зубцов чашечки 3 : 1—4 : 1; растение более или менее опушенное . . . . *C. bayerniana* Rupr. ssp. *bayerniana*

ЛИТЕРАТУРА

Аветисян В. Е. (1975). Политипическая концепция вида на некоторых примерах из флоры Армении. В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР, 6. Ереван. — Бобров Е. Г. (1959). Развитие учения о расе и методе видовых рядов в русской систематической школе. Бот. ж., 44, 11. — Бобров Е. Г. (1965). «Флора СССР», работа над ней и значение этого издания. Бот. ж., 50, 10. — Бочанцев В. П., Липшиц С. Ю. (1955). К вопросу об объеме вида у высших растений. Бот. ж., 40, 4. — Габриэлян Э. Ц. (1967). Представители секции *Catabrosella* Tzvel. рода *Colpodium* Trin. в свете политипической концепции вида. В кн.: Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Л., Наука. — Грубов В. И. (1955). К вопросу об объеме вида на примере аптечной валерианы. Бот. ж., 40, 6. — Еленевский А. Г. (1969). Перспективы применения политипической концепции вида в систематике растений. Ж. общей биол., 30, 2. — Еленевский А. Г. (1978). Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М., Наука. — Колаковский А. А. (1979). Аннея — новый род колокольчиковых с известняков Абхазии. Сообщ. АН ГрузССР, 94, 1. — Колаковский А. А. (1980а). Ложноколокольчик — новый монотипный род с известняков Колхиды. Сообщ. АН ГрузССР, 97, 2. — Колаковский А. А. (1980б). Федоровия — новый монотипный род с известняков Южного Закавказья. Сообщ. АН ГрузССР, 97, 3. — Колаковский А. А. (1980в). Новые данные к систематике кавказских колокольчиковых. Сообщ. АН ГрузССР, 98, 3. — Колаковский А. А., Сердюкова Л. Б. (1980). Новые данные к систематике кавказских колокольчиков. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 36. — Комаров В. Л. (1934) Предисловие к «Флоре СССР». В кн.: Флора СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Майр Э. (1971). Принципы зоологической систематики. М., Мир. — Майр Э. (1974). Популяции, виды и эволюция. М., Мир. Оганесян М. Э. (1980). Некоторые критические и редкие виды колокольчиковых (*Campanulaceae*) из Южного Закавказья. Биол. ж. Армении, 33, 5. — Сагателян А. А. (1980). Новые и редкие виды флоры Мегринского района Армении. Бот. ж., 65, 9. — Сердюкова Л. Б. (1976). Южнокавказские виды рода *Campanula* L. секции *Symphyandriformes* (Fom.) Char. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 32. — Сердюкова Л. Б. (1977). Обзор кавказских представителей секций *Spinulosae* (Fom.) Char., *Symphyandriformes* (Fom.) Char. рода *Campanula* L. и рода *Symphyandra* A. DC. Автореф. канд. дис. Тбилиси. — Скворцов А. К. (1972). В. Л. Комаров и проблема вида. В кн.: Комаровские чтения, 24. Л., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1954). Флора Армении, 1. Ереван, Изд. АН АрмССР. — Тахтаджян А. Л., Толмачев А. И., Федоров Ан. А. (1965). Изучение флоры СССР, достижения и перспективы. Бот. ж., 50, 10. — Федоров Ан. А. (1957). Сем. *Campanulaceae* Juss. В кн.: Флора СССР, 24. М.; Л., Изд. АН СССР. — Фомин А. В. (1905). Два новых вида *Campanula* с Кавказа А. Фомина. В кн.: Фомин А. К флоре Кавказа. Тифлис. — Фомин А. В. (1903—1907). Сем. *Campanulaceae* Juss. В кн.: Кузнецов Н. И., Буш Н. А., Фомин А. В. Flora caucasica critica, 4, 6. Юрьев. — Харадзе А. Л. (1949). Опыт систематики кавказских видов рода *Campanula* L. секции *Medium* A. DC. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15. — Харадзе А. Л. (1970). К флорогенезу кавказских колокольчиков. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 28. — Харадзе А. Л. (1976). Род *Campanula* L. s. l. на Кавказе (конспект). Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 32. — Шулькина Т. В. (1979). К вопросу о систематическом положении *Campanula lactiflora* Bieb. Нов. сист. высш. раст., 16. Л. — Юзепчук С. В. (1958). Комаровская концепция вида, ее историческое развитие и отражение во «Флоре СССР». В кн.: Проблема вида в ботанике. М.; Л., Изд. АН СССР. — Boissier E. (1875).

Flora Orientalis, 3. Genevae et Basilae. — Candolle A. L. P. P. de. (1830). Monographie des Campanulées. Paris. — Candolle A. L. P. P. de. (1839). *Campanulaceae* Juss. In: Candolle A. P. de. Prodromus, 7, 2. — Damboldt J. (1976). Materials for a flora of Turkey, 32. *Campanulaceae*. Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 35, 1. — Damboldt J. (1979). *Campanulaceae* Juss. In: Flora of Turkey, 6. Edinburgh. — Rechinger K. H., Schiman-Czeika H. (1965). *Campanulaceae* Juss. In: Flora Iranica, 13. Wien. — Ruprecht F. J. (1866). Revisio Campanulacearum Caucasi. Bul. Acad. Sci. Pétersb., 11. — Trautvetter E. R. (1866). Plantarum novarum in Caucaso a Dr. G. Radde lectarum decadem proposit. Bul. Acad. Sci. Pétersb., 10. — Trautvetter E. R. (1873). Enumeratio plantarum anno 1871 a Dr. G. Radde in Armenia Rossica et Turciae districtu Kars lectarum. Acta Horti Petropol., 2, 2. — Trautvetter E. R. (1879). Catalogus Campanulacearum rossicarum. Acta Horti Petropol., 6, 1.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 1 VIII 1980.

УДК 582.572.2

В. С. Чупов, Н. Г. Кутявина

СЕРОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ПОРЯДКЕ *LILIALES*. II

V. S. CHUPOV, N. G. CUTJAVINA. SEROLOGICAL STUDIES IN THE ORDER *LILIALES*. II

Рассматриваются данные серологического исследования некоторых групп родов сем. *Liliaceae* в сравнении с результатами других методов исследования. Обсуждаются следующие группы родства: *Camassia*, *Hosta*, *Agave*, *Yucca*; *Phormium*, *Dianella*, *Hemerocallis*; *Ruscus*, *Semele*, *Danaë*, *Convallaria*.

В предыдущей работе (Чупов, Кутявина, 1981) были сообщены результаты серологического исследования некоторых групп родов сем. *Liliaceae* s. l. и рассмотрены некоторые аспекты филогении трибы *Scilleae*. В настоящей статье продолжено рассмотрение этих данных.

Camassia—Hosta—Agave—Yucca

Мы уже имели случай рассмотреть историю систематики некоторых членов этой группы, поэтому здесь только кратко остановимся на тех вопросах, которые были освещены ранее (Чупов, Кутявина, 1978).

Роды, сюда относящиеся, чрезвычайно разнообразны по признакам внешней морфологии. Среди них имеются древовидные (*Agave*, *Yucca*) и травянистые (*Hosta*, *Camassia*), раздельно- (*Yucca*, *Camassia*) и сростнолепестные (*Hosta*, *Agave*), обладающие нижней (*Agave*) и верхней (остальные роды) завязью растения. Однако большое сходство всех этих родов по серологическим и большинства из них по эмбриологическим и кариологическим признакам заставило нас постулировать наличие в эволюционной истории этой группы ароморфных преобразований на уровне макроморфологии (Чупов, Кутявина, 1980). Долгое время в подавляющем большинстве систем роды, относящиеся к этой группе, попадали в разные подсемейства или семейства, а у C. Bessey (1915), придававшего большое значение положению завязи, — даже в разные подклассы класса однодольных.

Однако J. Agardh (1858) еще в прошлом веке сближал роды *Yucca* и *Agave*. Позднее I. Hutchinson (1934) возродил эту идею, установив сем. *Agavaceae*, куда, кроме юкк и агав, включил и другие, большей частью деревянистые лилейные (*Dracaeneae*, *Phormieae*, *Nolineae*, *Polyantheae*), рассматривая их как «a half-way house between the Liliaceous . . . and Arecaceae».

Слабо обоснованная морфологически, эта идея получила частичную поддержку со стороны кариологии, когда специфический шестидесятихромосомный бимодальный кариотип был обнаружен в родах триб *Agaveae* и *Yucceae* (Левитский, 1931; Mc Kelvey, Sax, 1933; Sato, 1935, 1938, 1942; Sharma, 1969, и др.). Позднее их близость была подтверждена эмбриологическими данными (Cave, 1948). Эти работы способствовали признанию большинством современных систематиков сем. *Agavaceae* в объеме, предложенном Хатчинсоном. Однако R. Wunderlich (1950), исследовавшая анатомические, эмбриологические и морфологические признаки представителей сем. *Agavaceae* в смысле Хатчинсона, нашла резкие различия по большинству из них между трибами *Yucceae*, *Agaveae* и *Polyantheae*, с одной стороны, и *Dracaeneae* и *Nolineae*, — с другой. Эта работа, а также значительные различия в кариологии этих групп посеяли обоснованные сомнения в естественности сем. *Agavaceae*. Поэтому многие исследователи, принимающие это семейство в полном объеме, делают оговорку о некоторой обособленности (Тахтаджян, 1966) или даже сомнительности помещения триб *Dracaeneae* и *Nolineae* в *Agavaceae*. Как показали наши серологические исследования (Чупов, Кутявина, 1978), действительно *Agave* и *Yucca* не являются ближайшими родственниками родов трибы *Dracaeneae*, однако взаимоотношения их между собой и остальными лилейными оставались невыясненными. Для решения этого вопроса были приготовлены антисыворотки к видам *Yucca aloifolia* L. и *Hosta ventricosa* Stearn. Из них первая оказалась мало специфичной и, реагируя со многими лилейными, очерчивает довольно широкую группу родов, в которой ближайшие родственники оказываются трудно отличимыми, а лучше выявляются отдаленные связи. Наоборот, антисыворотка к роду *Hosta* была весьма специфичной; применяя ее, можно выделить на общем фоне лилейных группу из четырех родов: *Hosta*, *Agave*, *Yucca* и *Camassia* (Чупов, Кутявина, 1981).

Род *Hosta* подавляющим большинством систематиков сближается с *Hemerocallideae* (Engler, 1888; Lotsy, 1911; Krause, 1930; Melchior, 1964; Hutchinson, 1973), однако вопрос об отношении его с *Agavoideae* стоит уже давно, с тех пор как у него был обнаружен специфический хромосомный набор того же типа, что у группы *Agave—Yucca* (Sato, 1942; Maekawa, 1968).

Позднее M. S. Cave (1948) обнаружила, что и по эмбриологическим признакам род *Hosta* стоит ближе всего к группе *Agave—Yucca* и значительно отличается от рода *Hemerocallis*. По несколько дополненным данным работы 1955 г. (Cave, 1955) (см. таблицу), шесть из семи эмбриологических признаков у *Hosta* идентичны с признаками *Agave* и *Yucca* и только по величине антипод она несколько отличается от них. Данные кариологии и эмбриологии обсуждались многими авторами (Whitaker, 1934; Cave, 1948; Moran, 1949; Тахтаджян, 1966; Sen, 1975), но только H. Huber (1969), отметив еще некоторые незначительные признаки сходства в строении семян (при наличии и значительных различий в их строении), решился включить род *Hosta* в состав *Agavaceae* в узком смысле, отметив, что он является нетипичным представителем этого семейства.

Североамериканский род *Camassia* по признакам внешней морфологии (наличие луковиц; кистевидное соцветие; синий, раздельнолепестный околоцветник; плод коробочка, неплоские семена) сходен с пролесками, и подавляющее большинство систематиков включает его в трибу *Scilleae*. Однако, по нашим данным (Чупов, Кутявина, 1981), он является ближайшим родственником группы *Hosta—Agave—Yucca* и очень далек от сциллейных.

Американские систематики (Baker, 1870; Watson, 1879; Jepson, 1922; Abrams, 1923) лучше, как указывает R. Hoover (1940), чем европейцы, знакомые с живым материалом, сближают с камассией группу североамериканских родов — *Chlorogalum*, *Hastingsia*, *Schoenolirion*.

A. Engler (1888), а за ним K. Krause (1930) и I. Hutchinson (1934, 1973) на основании неверных представлений о строении подземных органов

Эмбриологические признаки некоторых родов порядка *Liliales* (по Cave, 1955, с дополнениями по Raju, 1957)

Род	Тип образования микроспор	Кроющие клетки нуцеллуса	Периклинальные деления в нуцеллярной эпидерме	Нуцеллярный колпачок	Гипостаза	Форма зародышевого мешка	Антиподы	Тип эндосперма
Hesperocallis	Сукцессивный	+	0	0	+	Широкая, суженная в халазальном конце	Мелкие	—
Yucca	»	+	0	0	+	То же	»	—
Beschorneria	—	+	0	0	+	» »	»	—
Furcraea	Сукцессивный	+	0	0	+	» »	»	—
Agave	»	+	0	0	+	» »	Средние, двуядерные	—
Hosta	»	+	0	0	+	» »	Крупные	Гелобиальный
Hemerocallis	»	0	0	0	0	Овальная	»	Нуклеарный
Phormium	Симультанный	0	+	+	0	»	»	Гелобиальный
Dianella	»	0	—	—	—	—	—	»
Leucocrinum	Сукцессивный	+	+	0	±	Овальная	Крупные, двуядерные	—
Nolina	»	0	—	—	—	—	Мелкие, дегенеративные	—
Dasylirion	»	0	0	0	+	Широкая, суженная в халазальном конце	То же	—
Dracaena	»	0	+	—	+	Узкая	Мелкие	—
Sansevieria	»	0	+	—	—	»	»	—
Cordyline	»	+	+	—	—	Широкая	Крупные	—
Doryanthes	Симультанный	+	+	+	+	Широкая, суженная в халазальном конце	Мелкие, множественные	—

Примечание. Знак «плюс» — признак выражен, 0 — признак не выражен, знак «минус» — признак не исследовался.

помещают эти роды в подсем. *Asphodeloideae*. Но R. Hoover (1940), монограф рода *Chlorogalum*, указывает, что все эти роды имеют луковицы и должны быть перенесены в трибу *Scilleae*, где вместе с родом *Hesperocallis* являются ближайшими родственниками рода *Camassia*. С выводами Гувера соглашается F. Gould (1942), монограф этого рода. А M. S. Cave (1970) находит, что кариологически тридцатихромосомный *Chlorogalum pomeridianum* очень схож с видами рода *Camassia*. Монотипный род *Hesperocallis*, имеющий луковицу или луковицеподобные (Hutchinson, 1973) запасающие органы, на основании травянистого облика и сростного околоцветника многими сближается с родом *Hemerocallis*. Но M. S. Cave (1948) показала, что по эмбриологическим признакам род *Hesperocallis* совершенно сходен с группой *Hosta—Agave—Yucca* и резко отличается от рода *Hemerocallis* (см. таблицу).

В кариологическом отношении M. S. Cave (1948, 1970) также находит много общего между *Hesperocallis* и *Hosta—Agave—Yucca*. К сожалению, качество прилагаемых рисунков не позволяет детально проанализировать приведенный ею кариотип.

Эмбриологическое исследование самого рода *Camassia* еще совершенно недостаточно для заключений систематического характера. Некоторые признаки, приводимые в работах F. Fagerlind (1941) и M. S. Cave (1974)— нормальный тип зародышевого мешка, Т-образная тетрада мегаспор, функционирование халазальной мегаспоры, наличие покровных клеток зародышевого мешка, — одинаково характерны как для сциллейных, так и для агавовых, но тип эндосперма камассии (нуклеарный) отличен от гелобиального эндосперма агавовых (у сциллейных встречаются оба типа).

Кариологически род *Camassia* резко отличается от группы *Hosta—Agave—Yucca*. У исследованных видов в соматических клетках имеется 30 небольших в основном метацентрических примерно одинаковых (*C. esculenta*, по Sato, 1942) или несколько дифференцированных по размеру (*C. quamash*, по Cave, 1970; *C. biflora*, по Cocucci, 1969) хромосом. $2n=30$ рода *Camassia* также не может рассматриваться как предковое для $2n=60$ агавовых, так как у *Hosta aromatica* найден довольно симметричный небимодальный кариотип с $2n=20$ (Sharma, Chatterji, 1958), который, видимо, и надо считать близким к исходному для данной группы.

Таким образом, на основании серологических данных мы можем выделить группу близкородственных родов в составе *Camassia—Hosta—Agave—Yucca*. Близость родов *Hosta—Agave—Yucca* подтверждается данными эмбриологии и кариологии. Принадлежность к этой группе рода *Camassia* пока может подтверждаться только косвенно через вероятное родство его с родом *Hesperocallis*, сходство которого по эмбриологическим признакам с *Hosta—Agave—Yucca* известно.

В связи с полученными данными встает также вопрос и о родственных отношениях всей группы американских «сциллейных» в составе родов *Chlorogalum*, *Hastingsia*, *Schoenolirion*, возможно, более близких к североамериканскому роду *Camassia*, чем к евро-афро-азиатским *Scilloideae*.

Ареал группы *Camassia—Hosta—Agave—Yucca* также обладает довольно высокой степенью единства, охватывая Северную и Центральную Америку (единичные представители в Южной Америке) и Восточную Азию. Географические и флористические связи для умеренных флор, существовавших в этих регионах в третичное время, не раз обсуждались в ботанической литературе (см.: Вульф, 1944; Ohwi, 1964). Кроме того, этот ареал хорошо отграничен от ареала родов трибы *Scilleae*, только один вид которых — *Scilla scilloides* (Lindl.) Druce — достигает Дальнего Востока и Японии и в основном ограничивается Африкой и западной Евразией. Описанная из Южной Америки *Scilla biflora* Ruitz et Pavon принадлежит к роду *Camassia* (Cocucci, 1969).

Phormium—Dianella—Hemerocallis

Антисыворотка, полученная к белкам семян рода *Phormium*, лучше всего реагирует с белками семян родов *Dianella* и *Hemerocallis*. I. Hutchinson (1934, 1973) роды *Phormium* и *Hemerocallis* помещает в разные семейства — *Agavaceae* и *Liliaceae* соответственно. Большинство систематиков издавна их сближали на основании таких морфологических особенностей, как травянистый облик, отсутствие луковиц, сростный околоцветник и плод коробочка (Baker, 1870; Engler, 1888; Krause, 1930; Melchior, 1964). Сближение это, однако, нельзя считать достаточно обоснованным, так как в ту же трибу или подтрибу помещались и такие неродственные им роды, как *Hosta* и *Hesperocallis*. Род *Dianella*, имеющий ягодообразный плод, обычно размещался в близкой, но отдельной трибе или подтрибе.

Первые указания на возможно более близкие отношения родов *Phormium* и *Dianella* появились после исследования их пыльцы (Erdtman, 1944a, b; Куприянова, 1948). У обоих родов оказался один, редко встречающийся трихотомсулькатный тип пыльцевых зерен. Это доказательство их родства не может, однако, считаться абсолютным, так как подобная пыльца встречается и в некоторых других родах лилейных (систематическое положение которых также требует уточнения) — *Styphandra*, *Excremis*, *Johnsonia*, *Arnocrinum*, *Geitonoplesium*, а также у пальм (Куприянова, 1948). Но близость родов *Phormium* и *Dianella* подтверждается одной очень специфической особенностью строения листьев, на которую, кроме H. Huber (1969), кажется, никто не обращал внимания. Листья у обоих родов имеют черешковидный участок, состоящий как бы из сложенной вдвое и на некотором расстоянии сросшейся пластинки. На верхнем и нижнем концах этот «черешок» раскрывается соответственно в пластинку и влагалище листа. Род *Hemerocallis* ни в строении пыльцы, ни в строении листьев этими характерными особенностями не обладает.

Эмбриологически хорошо исследованы роды *Phormium* и *Hemerocallis* (Cave, 1955), род *Dianella* исследован менее подробно (Schnarf, Wunderlich, 1939; Raju, 1957). В таблице сведены данные этих работ. Как видно, все три признака, известные для *Phormium* и *Dianella*, оказываются идентичными. Хотя эмбриологически эти два рода исследованы не столь полно, как другие, все упоминавшиеся выше эмбриологи едины во мнении об их близком родстве. Род *Hemerocallis* больше отличается от рода *Phormium*. Сходство между этими родами заключается в отсутствии у обоих родов кроющих клеток нуцеллуса и гипостазы, в форме зародышевого мешка и величине антипод, а различие — в отсутствии нуцеллярного колпачка, в типе эндосперма и, возможно, в отсутствии периклинальных делений в нуцеллярной эпидерме у *Hemerocallis*. Если учесть, что у рода *Hemerocallis* встречаются как сукцессивный, так и симультанный типы образования микроспор, то окажется, что больше половины признаков (4—5 из 7 плюс один промежуточный) являются идентичными для этих двух родов. Для сравнения укажем, что у хемерокаллиса и агавы идентичны 2 из 7 признаков, а с родом *Doryanthes* у хемерокаллиса нет ни одного общего признака. Все же M. S. Cave (1975) считает, что для окончательного решения вопроса о положении рода *Hemerocallis* в системе требуются дополнительные данные.

J. Schniewind-Thies (1897), исследовавший септальные нектарники подавляющего большинства родов лилейных, отмечает сходство в строении сильно развитого проводящего пучка железок в родах *Phormium* и *Hemerocallis*.

По числам хромосом род *Hemerocallis* (2n=22) значительно отличается от *Phormium* (2*n*=32) и *Dianella* (2n=16, 32, 48) («Хромосомные числа цветковых растений», 1969; «Index to plant chromosome numbers for 1967—1977»). Но анализ морфологии хромосом не дает оснований для каких-либо решительных заключений об их родстве.

Анализ особенностей географического распространения родов, принадлежащих к этой группе, требует значительно большего внимания, чем можно уделить ему в рамках настоящей работы. Отметим только следующие факты. Род *Phormium* состоит из двух видов, распространенных в Новой Зеландии и на о. Норфолк. Род *Dianella* (около 20 видов) встречается в тропических и субтропических районах всех континентов и на островах Тихого океана, но в Африке и на Мадагаскаре род представлен одним видом, в Южной Америке — двумя. Центр видового разнообразия рода находится в Индо-Малайском и Австралийском регионах. Такие сближаемые с *Dianella* роды, как *Styphandra* (3 вида, Тасмания), *Excremis* (1 вид, Южная Америка), также приурочены к южному полушарию. Это может указывать на возникновение этой группы на далеком юге Гондваны. Но J. Schlitter (1957), специально занимавшийся этим вопросом, на основе анализа ареалов растений со сходным распространением считает, что местом возникновения рода *Dianella* скорее может быть не юг Гондваны, а пространство бывшего моря Тетис, возможно, — южное его побережье. Это позволяет предполагать определенные связи с Восточной Азией и северной областью древнего Средиземья, где распространен род *Hemerocallis*, 10—15 видов которого произрастают на территории, простирающейся от Японии через Восточную Азию и Сибирь до Европы.

Таким образом, близость родов *Hemerocallis*, *Phormium* и *Dianella*, определяемая серологическим методом, находит определенные подтверждения в данных эмбриологии и анатомии септальных нектарников. Близость родов *Phormium* и *Dianella* подтверждается также данными палинологии и морфологии листьев. Род *Hemerocallis*, по данным палинологии, кариологии, географии и морфологии, занимает более обособленное положение в этой группе.

Convallaria

По нашим данным (Чупов, Кутявина, 1981), из рассмотренных в настоящей работе родов *Convallaria* оказывается ближе всего к группе *Ruscus—Semele—Danaë*. По макроморфологическим признакам он сходен с большой группой лилейных, имеющих корневище и ягодообразные плоды. У авторов, принимающих сем. *Ruscaceae* (Huber, 1969; Hutchinson, 1973), род *Convallaria* оказывается в другом, хотя и близком сем. *Liliaceae* или *Convallariaceae*. Но у большинства они располагаются в близких трибах одного подсемейства (Baker, 1870; Engler, 1888; Lotsy, 1911; Krause, 1930; Melchior, 1964). Все же непосредственно род *Convallaria* с группой иглицевых никто не сближает.

По форме роста — одревесневающие кустарники или лианы (*Semele*) с редуцированными листьями и развитыми филлокладиями, по строению сросшегося пыльниками андроцея *Ruscaceae* вообще трудно непосредственно вывести из какой-либо группы лилейных. Проводимое многими авторами сближение их с родом *Asparagus* также проблематично (вопрос этот рассмотрен нами в предыдущих работах). По нашим данным (Чупов, Кутявина, 1978, 1981), *Asparagus*, вероятно, не является ближайшим родственником *Ruscaceae*.

Кариологически род *Convallaria* (2n=36, 38) несколько схож с представителями рода *Ruscus* (2n=40, 36). Он имеет две пары больших метацентрических и ряд субакро-, мета- и акроцентрических хромосом убывающих размеров (Mookerjea, 1956; Therman, 1956; Kawano, 1965). Исследованные представители двух видов рода *Ruscus* имеют одну пару крупных мета- или субметацентрических хромосом и ряд субакро- и акроцентриков убывающих размеров (Martinoli, 1951; Barros-Nevis, 1973). Но кариотипы родов *Semele* (Borgen, 1969) и *Danaë* (Sato, 1942), как это можно установить по рисункам метафазных пластинок резаных препаратов, значительно отличаются по морфологии хромосом как от *Convallaria*, так и от иглиц, являясь более симметричными, хотя число хромосом остается тем же, что и у рода *Ruscus* (2n=40). Если рассматривать более симметричный кариотип как более примитивный, то кариотипы *Convallaria* и *Ruscus* придется признать развившимися параллельно и независимо. В этом случае кариологические данные практически не могут рассматриваться как указание на родство этих групп по происхождению. Некоторое указание на родство рода *Convallaria* с иглицами можно найти в старой анатомической работе V. Gatin (1920 : 507, 511, 519), посвященной изучению строения завязи лилейных. Автор пишет: «По однолокулярной завязи и ее проводящей системе род *Ruscus* очень отличается от рода *Asparagus* . . . и имеются все основания для их разделения . . . *Convallaria* связывается через *Polygonatum verticillatum* с *Ruscus*, а через *Asparagus acutifolius* с *Asparagus*».

Географически все роды группы родства *Convallaria—Speirantha*, *Theropogon*, *Reineckea* и другие приурочены к Азии, произрастая от Восточных Гималаев до Японии. И только род *Convallaria*, состоящий из одного вида — *C. majalis* L. s. l., достигает Европы. С другой стороны, представители *Rusceae* распространены исключительно на западе Евразии от Макаронезии до Ирана.

В заключение мы можем сказать, что отсутствие убедительных доказательств, полученных с помощью каких-либо других методов исследования, дает нам право говорить о возможности ближайшего родства рода *Convallaria* с *Rusceae* только в порядке постановки вопроса.

Doryanthes

Олиготипный (3—4 вида) восточноавстралийский род *Doryanthes* на основании комплекса макроморфологических признаков, в том числе по габитуальному сходству, сростному околоцветнику, коробочковидному многосемянному плоду с плоскими семенами и наличию нижней завязи, большинство авторов сближают с агавовыми и вместе с ними помещают либо в сем. *Amaryllidaceae* (Baker, 1888; Pax, 1888; Pax, Hoffman, 1930), либо в *Agavaceae* (Hutchinson, 1934, 1973; Melchior, 1964; Huber, 1969). Как и у некоторых агавовых (*Agave*, *Furcraea*), у видов рода *Doryanthes* наблюдается монокарпизм листовых розеток (Hertrich, 1955). Однако более глубокое изучение, проведенное многими исследователями, показало, что указанные черты сходства рода *Doryanthes* с *Agave* представляют собой явление очень поверхностное. Так, R. Wunderlich (1950) находит, что от группы *Agave—Yucca* род *Doryanthes* отличается анатомией листа и эпипельтатными тычинками, а от большинства лилейных, принимаемых в широком смысле, и от всех *Agavaceae* — особыми придатками пыльников и прикреплением их к тычиночной нити не спинкой, как у них, а основанием (Tulipa-тип).

G. Stebbins и G. Khush (1961), изучив строение устьиц у 192 видов 49 семейств однодольных, установили, что *Doryanthes* отличается от подавляющего большинства *Liliaceae* и *Agavaceae* типом их строения будучи сходным по этому признаку только с двумя родами — *Astelia* и *Xanthorrhoea*. Интересно отметить, что все три рода в своем распространении приурочены в основном к южному полушарию и имеют центром видового разнообразия Австралию и прилегающие острова.

F. Newman (1928) установил, что и по такому важному эмбриологическому признаку, как тип образования микроспор (симультанный), *Dorhyanthes* отличается от остальных *Agavaceae* и сходен, как было выяснено позднее, только с родами *Phormium* и *Dianella*. Более широкое эмбриологическое исследование этого рода было проведено M. Cave (1955). Как видно из ее данных (см. таблицу в настоящей работе), 3 из 7 изученных эмбриологических признаков идентичны в родах *Doryanthes* и *Phormium*. Из них только 2 — симультанный тип образования микроспор и наличие нуцеллярного колпачка — присущи этим двум из 17 изученных родов. Cave в указанной выше статье отмечает, что имеющиеся эмбриологические данные достаточны для того, чтобы говорить об отсутствии близкого родства между *Doryanthes* и *Agavaceae*, но общая изученность однодольных пока такова, что не дает оснований для заключения о степени родства *Doryanthes* и *Phormium*. Во всяком случае, как легко видеть, приведенные эмбриологические данные свидетельствуют о том, что это родство не может быть очень близким.

Пыльцевые зерна рода *Doryanthes* — обычного для однодольных однобороздного типа (Cave, 1964) и отличаются от трихотомсулькатных зерен родов *Phormium* и *Dianella*. По этому признаку *Doryanthes* может быть сравним только со сближаемым нами с этими родами хемерокаллисом.

Кариотип двух изученных видов — *Doryanthes palmeri* Hill (Whitaker, 1934; Cave, 1964) и *D. excelsa* Correa (Briggs, 1966) — содержит 2—3 пары крупных акро- и метацентрических хромосом и ряд постепенно уменьшающихся метацентриков. Более подробно кариотипы охарактеризовать невозможно, так как во всех работах приведены либо мейотические, либо профазные хромосомы. Для трех изученных в отношении числа хромосом видов известны 2n=36, 38, 44, 48 («Хромосомные числа цветковых растений», 1969). Ни число, ни морфология хромосом не обладают какими-либо специфическими особенностями, которые позволили бы связать род *Doryanthes* с одной из рассмотренных выше групп.

Данные серологии также указывают на отсутствие близкородственных отношений между этим родом и какой-нибудь из выделяемых нами групп родства. Белки семян этого рода не дают сколько-нибудь заметной реакции ни с одной из применяемых нами антисывороток, за исключением наиболее сильной антисыворотки, полученной к белкам семян рода *Yucca*. Эта антисыворотка, реагирующая с белками подавляющего большинства изученных таксонов, очерчивает весьма широкую группу родов семейства лилейных (Чупов, Кутявина, 1980, 1981).

Основываясь как на серологических, так и на рассмотренных выше данных, полученных другими методами, можно сделать заключение о том, что род *Doryanthes* занимает среди изученных таксонов довольно изолированное положение. Предположение о родстве его с группой агавовых или формиевых основывается на недостаточных данных и серологическим исследованием не подтверждается. В то же время несомненно, что этот род относится к группе лилейных, понимаемой в широком смысле, и можно думать, что ближайших его родственников можно будет найти среди представителей этого семейства, распространенных в южном полушарии.

В опубликованной несколько ранее работе (Чупов, Кутявина, 1980) нами приводится филогенетическая схема рассмотренной группы лилейных.

ЛИТЕРАТУРА

Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. История флор земного шара. Л. — Куприянова Л. А. (1948). Морфология пыльцы однодольных растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 7. — Левитский Г. А. (1931). Морфология хромосом. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 27, 1. — Тахтаджян А. Л. (1966) Система и филогения цветковых растений. Л. — Хромосомные числа цветковых растений. Под ред. Ан. А. Федорова. (1969). Л. — Чупов В. С., Кутявина Н. Г. (1978). Сравнительное иммуноэлектрофоретическое исследование белков семян лилейных. Бот. ж., 63, 4. — Чупов В. С., Кутявина Н. Г. (1980). Филогения некоторых групп лилейных по данным серологического анализа. В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л. — Чупов В. С., Кутявина Н. Г. (1981). Серологические исследования в порядке *Liliales* I. Бот. ж., 66, 1. — Abrams L. (1923). An illustrated flora of the Pacific states Washington, Oregon and California, 1. London. — Agardh J. G. (1858). Theoria systematis plantarum. Lund. — Baker J. (1870). A revision of the genera and species of *Liliaceae*. J. Linn. Soc. London (Bot.), V, 11. — Baker J. G. (1888). Handbook of the *Amaryllidaceae*, including the *Alstroemerieae* and *Agaveae*. London. — Barros-Nevis J. (1973). Contribution à la connaissance cytotaxonomique des spermatophyta du Portugal. Bol. Soc. Broter., 47 (2ª ser). — Bessey C. E. (1915). The phylogenetic taxonomy of flowering plants. Ann. Miss. Bot. Gard., 2. — Borgen L. (1969). Chromosome numbers of vascular plants from the Canary Islands, with special reference to the occurence of polyploidy. Nytt. Mag. Bot., 16, 2. — Briggs B. G. (1966). Chromosome numbers of some Australian monocotyledons. Contr. from N. S. Wales Nat. Herb., 4, 1. — Cave M. S.

(1948). Sporogenesis and embryosac development of *Hesperocallis* and *Leucocrinum* in relation to their systematic position. Amer. J. Bot., 35, 6. — Cave M. S. (1955). Sporogenesis and the female gametophyte of *Phormium tenax*. Phytomorphology, 5, 2—3. — Cave M. S. (1964). Cytological observations on some genera of the *Agavaceae*. Madrono, 17, 5. — Cave M. S. (1970). Chromosomes of the California *Liliaceae*. Univ. Calif. Publ. Bot., 57. — Cave M. S. (1974). Female gametophytes of *Chlorogalum* and *Schoenolirion* (*Hastingsia*). Phytomorphology, 24, 1, 2. — Cave M. S. (1975). Embryological studies in *Stypandra* (*Liliaceae*). Phytomorphology, 25, 1. — Cocucci A. E. (1969). El genero *Camassia* Lindl. (*Liliaceae*) en Sudamerica. Kurtziana, 5. — Engler A. (1888). *Liliaceae*. In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2, 5. — Erdtman G. (1944a). The systematic position of the genus *Diclidanthera*. Bot. Not., 1. — Erdtman G. (1944b). Pollen morphology and plant taxonomy. II. Notes on some monocotyledonous pollen types. Svensk Bot. Tidskr., 38, 2. — Fagerlind F. (1941). Die Embryosackbildung bei Camassia. Svensk Bot. Tidskr., 35, 3. — Gatin V. C. (1920). Récherches anatomiques sur la pedoncule et la fleur des *Liliacées*. Rev. Gen. Bot., 32. — Gould F. W. (1942). A systematic treatment of the genus *Camassia* Lindl. Amer. Middl. Nat., 28, 3. — Hertrich W. (1955). Australian counterpart of the american *Agave* and *Furcraea*. Cac. a. Succ. J., 27, 3. — Hoover R. (1940). A monograph of the genus *Chlorogalum*. Madrono, 5, 5. — Huber H. (1969). Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. Mitt. Bot. Staatssaml., 8. — Hutchinson I. (1934). The families of flowering plants 2, 1 ed. Oxford. — Hutchinson I. (1973). The families of flowering plants. 3 ed. Oxford. — Jepson W. L. (1922). A flora of California. Part VI, San Francisco. — Index to plant chromosome numbers for 1967—1977. Oxford. — Kawano S. (1965). Application of pectinase and cellulase in an orcein squash method. Bot. Mag. (Tokyo), 78, 919. — Krause K. (1930). *Liliaceae*. In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, 15a, 2. Leipzig. — Lotsy J. P. (1911). Vorträge über botanische Stammesgeschichte, 3, 1, Jena. — Maekawa F. (1968). Evolution of karyotype in *Hosta*. J. Jap. Bot., 43, 5. — Martinoli G. (1951). Studio caryologico sul genere *Ruscus* (*Asparagaceae*). Caryologia, 4, 1. — McKelvey S. D., Sax K. (1933). Taxonomic and cytological relationships of *Yucca* and *Agave*. J. Arn. Arb., 14, 1. — Melchior H. (1964). Reihe Liliiflorae. In: A. Engler's: Syllabus der Pflanzenfamilien, 11, 12. Berlin—Nicolassee. — Mookerjea A. (1956). A cytological study of several members of the *Liliaceae* and their interrelationships. Ann. Bot. Soc. «Vanamo», 29, 3. — Moran R. (1949). The *Agavaceae*. Desert plant life, 21, 5. — Newman F. V. (1928). The life history of *Doryanthes excelsa*, I. Some ecological and vegetative features on spore production. Proc. Linn. Soc. New South Wales, 53. — Ohwi J. (1964). Flora of Japan. Washington. — Pax F. (1888). *Amaryllidaceae*. In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 11, 5. Leipzig. — Pax F., Hoffman K. (1930). *Amaryllidaceae*. In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, 15a, Leipzig. — Raju M. V. S. (1957). Some aspects of the embryology of *Dianella nemorosa* Laink. J. Ind. Bot. Soc., 36. — Sato D. (1935). Analysis of karyotypes in *Yucca*, *Agave* and related genera with special reference to the phylogenetic significance. Jap. J. Genet., 11. — Sato D. (1938). Karyotype alternation and phylogeny. IV. Karyotypes in *Amaryllidaceae* with special reference to the SAT-chromosome. Cytologia, 9, 2. — Sato D. (1942). Karyotype alternation and phylogeny in *Liliaceae* and allied families. Jap. J. Bot., 12, 1—2. — Schlitter J. (1957). Die Verbreitung der Liliaceengattung *Dianella* Laink. im Zusammenhang mit der Organdifferenzierung und der Arealbildung. Zürich. — Schnarf K., Wunderlich R. (1939). Zur vergleichenden Embriologie der *Liliaceae—Asphodeloideae*. Flora, N. F., 33, 133. — Schniewind-Thies J. (1897). Beiträge zur Kenntnis der Septalnectarien, Jena. — Sharma A. K. (1969). Evolution and taxonomy of monocotyledons. Chromosomes today, 2. — Sharma A. K., Chatterji A. K. (1958). Chromosome studies as a means of detecting the method of speciation in some members of *Liliaceae*. Genetica Iberica, 10, 3—4. — Sen S. (1975). Cytotaxonomy of *Liliales*. Feddes Repert., 86, 5. — Stebbins G. L., Khush G. S. (1961). Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. Am. J. Bot., 48. — Therman E. (1956). Cytotaxonomy of the tribe *Polygonateae*. Am. J. Bot., 43, 2. — Watson S. (1879). Contributions to American botany. 1. Revision of the North American *Liliaceae*. 2. Descriptions of some new species of North American plants. Proc. Am. Acad., XIV. — Whitaker T. W. (1934). Chromosome constitution in certain monocotyledons. J. Arnold Arbor., 15, 1. — Wunderlich R. (1950). Die *Agavaceae* Hutchinsons im Lichte ihrer Embryologie, ihres Gynözeum-Staubblatt- und Blattbaues. Österr. Bot. Zeitschr., 97, 3—5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 XII 1979.

УДК 581.526.45 : 581.192 (571.64)

К. Д. Степанова, А. И. Сокирка, Л. И. Рассохина

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И КРУГОВОРОТ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В СООБЩЕСТВАХ FILIPENDULA CAMTSCHATICA

K. D. STEPANOVA, A. I. SOKIRKA, L. I. RASSOKHINA. BIOLOGICAL PRODUCTIVITY AND THE TURNOVER OF CHEMICAL ELEMENTS IN THE COMMUNITIES OF FILIPENDULA CAMTSCHATICA

Приведены материалы о биологической продуктивности и круговороте химических элементов сообществ Filipendula camtschatica — наиболее распространенных ценозов крупнотравья Дальнего Востока. Отмечены высокая продуктивность, простой флористический состав и строение травостоев. Показаны большая емкость круговорота химических элементов, азотно-калиевый тип химизма, присутствие в золе фитомассы значительного количества биогалогенов.

В последние годы при разработке систем мероприятий по повышению продуктивности и рационального использования лугов все большее значение приобретает изучение биологической продуктивности и круговорота химических элементов в отдельных сообществах, так как знание их дает возможность обосновать необходимые практические рекомендации по улучшению лугов и правильному использованию травостоев.

Нами исследованы сообщества лабазника камчатского Filipendula camtschatica (Pall.) Maxim. — наиболее широко распространенные ценозы крупнотравья в южных районах Дальнего Востока. Крупнотравье — сообщества, для которых до настоящего времени окончательно не решен вопрос, к какому типу растительности их правильнее относить.

Исследования проводили в 1974—1975 гг. на о. Монерон, который входит в Невельский р-н Сахалинской обл. Климат муссонный, но в отличие от западного побережья Сахалина смягчается ветвью теплого Цусимского течения (Попов, 1950). Весна отличается небольшим количеством осадков, лето и осень — обильными дождями и штормовыми ветрами. Остров горист, почвы лугово-дерновые кислые («Атлас Сахалинской области», 1967). Флористический состав и строение травостоев определяли общепринятыми методами (Понятовская, 1964). Сходство флоры фитоценозов выявляли с помощью коэффициентов сходства по Сьеренсену (Sørensen, 1948). Пробы фитомассы брали в период ее максимального накопления: надземной — в начале цветения растений, подземной — осенью, в период отмирания побегов крупнотравья. Надземную фитомассу определяли укосным методом, размер площадок 1 м^2, повторность пятикратная (Родин и др., 1968); подземную — методом монолитов. Монолиты брали до глубины залегания корневых систем (90—120 см) послойно (через 20 см). Размеры монолитов были $25 \times 25 \times 20$ см^3, повторность трехкратная. В эти же сроки взяты образцы для определения количества золы и элементарного ее состава (Базилевич, Родин, 1971). Учитывая высокую влажность образцов, фиксацию проб проводили термическим способом. Каждая проба представлена средней из десяти растений. Озоление проводили сухим способом при температуре 400°. Определение химических элементов в золе вели различными методами. Количество минеральных примесей, серы, кремния определяли весовым (Калужская, 1959; Родин и др., 1968; Поповцева, 1974), фосфора, марганца — колориметрическим, калия, натрия — пламеннофотометрическим методами (Аринушкина, 1961). Количество хлора и азота находили непосредственно в растительной навеске: хлора — путем титрования водной вытяжки азотнокислым серебром, азот — по Къельдалю (Ермаков и др., 1952). Содержание химических элементов вычислено в процентах от сухой растительной навески, а их окислов — от количества чистой золы. При определении надземной фитомассы максимальная величина средней относительной ошибки составила в одном случае

11, во всех остальных — 8% и меньше, подземной — соответственно 15 (в одном случае), во всех остальных — до 2.5%.

При расчетах принято, что опад, а также годичный прирост надземной фитомассы равны ежегодно отмирающей ее части; годичный прирост подземной фитомассы равен 30% от общего ее количества (Родин и др., 1968); опад корней равен $^1/_3$, опад корневищ — $^1/_5$ от общего их количества (возраст клона лабазника камчатского в условиях о. Монерон в среднем равен 5 годам). Интенсивность биологического круговорота сообществ определялась с учетом общего количества подстилки (плохо разложившейся и полуразложившейся) и опада подземной фитомассы (Базилевич, Родин, 1971).

Сообщества лабазника камчатского часто встречаются на острове. Они не образуют крупных массивов, но вместе с пятнами *Angelica ursina* (Rupr.) Maxim. характерны для исследованной территории. Сообщества приурочены к наиболее благоприятным местообитаниям и встречаются у подножий увалов, по впадинам долин, на участках пологих склонов и по руслам временных водотоков на склонах гор. Сообщества лабазника камчатского на острове образованы в основном опушенной формой вида. Они отличаются простым флористическим составом и строением травостоев. Среднее число видов в них 14—15 с колебаниями от 9 до 22. Травостои образуют представители четырех групп видов: собственно крупнотравья, эфемероидов, средне-мелкостебельного разнотравья и злаков с осоками. Крупнотравье включает мощные высокорослые виды, определяющие необычный аспект травостоев и само их название. В исследованных нами ценозах к этой группе относятся *Filipendula camtschatica*, *Cacalia robusta*, *Angelica ursina*, *Petasites amplus*, *Cirsium weyrichii*, *Urtica platyphylla*.

Лабазник камчатский образует 96% надземной фитомассы сообщества и в период максимальной продуктивности травостоя имеет высокое проективное покрытие (98%) и высокий класс встречаемости (X). Другие виды этой группы произрастают единично. Группа эфемероидов представлена *Corydalis ambigua*, *Anemone flaccida*, *A. raddeana*, *Gagea nakaiana*. Все перечисленные виды в разных сообществах обычно встречаются в различных сочетаниях, яруса не образуют и значительной роли в жизни сообществ не играют.

Группа средне-мелкостебельного разнотравья включает более 30 видов, но в отдельных сообществах обитают 5—8 видов. Среди них наиболее обычны *Phyllitis japonica*, *Symplocarpus foetidus*, *Artemisia peninsulae*, *Oreorchis patens*, *Trillium camtschatense*. Из группы злаков и осок единично отмечаются *Calamagrostis langsdorffii*, *Poa radula*, *Carex sordida*, *Bromus ciliatus*, *Carex pallida*. Присутствие первых трех видов возможно на участках с достаточным и избыточным, но проточным увлажнением, а последних — на сравнительно сухих участках, где угнетен вид-эдификатор.

Коэффициент сходства флористического состава исследованных сообществ по Съеренсену достигает 82. В них отсутствует ярусность, но в условиях Камчатки они часто имеют сезонный ярус — синузию эфемероидов. Во всех случаях в ценозах плохо выражена мозаичность.

По общим запасам фитомассы ценозы характеризуются как продуктивные (табл. 1). Сравнение лабазниковых сообществ Камчатки и о. Монерон показало, что на последнем продуктивность их выше почти в 2 раза, что связано с более длительным вегетационным периодом и особенностями местообитаний — богатством и влажностью почв, влажностью воздуха, близостью моря, обеспечивающей возможность усвоения минеральных веществ за счет инпульверизации морских солей (Степанова и др., 1973).

В сообществах лабазника камчатского на разных местообитаниях, от 78 до 99% надземной фитомассы образует *Filipendula camtschatica*. В такой фитомассе во всех случаях по весу преобладают листья. Вес подземной фитомассы во всех местообитаниях превышает вес надземной. Для сообществ характерен высокий процент корневищ, количество которых возрастает в наиболее благоприятных условиях, в менее благоприятных —

ТАБЛИЦА 1

Характеристика фитомассы сообществ *Filipendula camtschatica*, числитель — т/га абс. сух. вещества, знаменатель — % (1974 г., о. Монерон, Сахалинская обл.)

Местообитание	Количество фитомассы								Отношение надземной к подземной	Балл запаса фитомассы
	надземной				подземной			всего (надземная + подземная)		
	листья	стебли	соцветия	общее	корневища	корни	общее			
Впадина в долине	9.00/18.0	6.10/12.0	0.50/2.0	15.60/32.0	24.40/50.0	9.00/18.0	33.40/68.0	49.00/100	1 : 2	V
Подножье увала	7.10/12.0	5.30/8.9	0.10/0.1	12.50/21.0	30.50/52.0	15.20/27.0	45.70/79.0	58.20/100	1 : 3.5	VI
Склон увала	4.20/12.0	2.00/5.0	0.30/1.0	6.50/18.0	11.80/32.0	18.40/50.0	30.20/82.0	36.70/100	1 : 4.7	V

увеличивается количество корней (табл. 1). Бо́льшая часть подземной фитомассы сообществ (от 84 до 90% ее общего количества) сосредоточена на глубине 0—10 см (горизонты A, B). По мнению В. В. Пономаревой (1971), для луговой растительности характерно большое количество подземной фитомассы, приуроченной к верхнему горизонту в 10—15 см, а также значительное количество отмирающей надземной фитомассы.

Для оценки биологической продуктивности сообществ и построения годичного баланса круговорота зольных элементов и азота проведен расчет годичного прироста фитомассы. В разных местообитаниях годичный прирост фитомассы (надземной и подземной) колебался от 15.56 в менее благоприятных условиях до 26.21 т/га абс. сух. вещества в более благоприятных (табл. 2). Определение запаса подстилки и опада надземной фитомассы дало возможность показать индекс интенсивности разложения опада (Базилевич, Родин, 1971). В разных местообитаниях он оказался различным, следовательно, различна и интенсивность биологического круговорота (табл. 3). Так, на сравнительно сухих участках склонов увалов интенсивность биологического круговорота характеризуется баллом VI и процесс оценивается как заторможенный. Снижение интенсивности разложения органического вещества в ценозах лабазника камчатского на склонах увалов, по-видимому, связано с незначительной влажностью почв, а следовательно, и с пониженной микробиологической деятельностью.

ТАБЛИЦА 2

Годичный прирост фитомассы сообществ *Filipendula camtschatica*, т/га абс. сух. вещества (1974 г., о. Монерон, Сахалинская обл.)

Местообитание	Количество фитомассы							Общий годичный прирост фитомассы (надземной + + подземной)
	надземной				подземной			
	листья	стебли	соцветия	общее	корневища	корни	общее	
Впадина в долине	9.0	6.1	0.50	15.60	7.32	2.68	10.00	25.60
Подножье увала	7.1	5.3	0.10	12.50	9.20	4.51	13.71	26.21
Склон увала	4.2	2.0	0.30	6.50	3.50	5.56	9.06	15.56

Известно, что количество зольных элементов и азота в фитомассе находится в прямой зависимости от общих ее запасов, а также от особенностей видов, образующих исследованную фитомассу. Так, содержание золы в растениях разных семейств колеблется от 2.4 до 22.9% на единицу абс. сух.

ТАБЛИЦА 3

Характеристика подстилки и опада в сообществах *Filipendula camtschatica*, т/га абс. сух. вещества (1974 г., о. Монерон, Сахалинская обл.)

Местообитание	Общая масса подстилки			Опад надземной части	Опад подземной части			Интенсивность биологического круговорота	
	сухая плохо разложившаяся	полуразложившаяся	всего		корневища	корни	всего	условные единицы	баллы
Впадина в долине	8.0	2.5	10.5	15.6	4.8	3.0	7.8	0.67	VIII
Подножье увала	5.6	4.5	10.1	12.5	6.1	5.0	11.1	0.80	VII
Склон увала	5.0	6.9	11.9	6.5	2.3	6.1	8.4	1.80	VI

вещества («Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР», 1956). Семейство розоцветных в среднем содержит 7.1% золы, лабазник камчатский — 9.58, что выше средних данных по семейству. Сравнение зольности лабазника камчатского, произрастающего в разных районах Дальнего Востока, показало, что наибольшее количество зольных элементов характерно для образцов с о. Монерон (9.58%) и наименьшее — для проб из районов Приморья (8.1%). А. М. Ивлев (1977) отмечает, что высокая зольность характерна вообще для разных представителей крупнотравья. Это обстоятельство автор объясняет тем, что почти во всех почвах Сахалина имеются достаточные запасы элементов питания и многие растения потребляют больше минеральных элементов, чем те же виды, произрастающие в других районах. Не меньшее значение, по-видимому, имеет и близость моря. В приморских районах за счет импульверизации морских солей растения также получают дополнительное количество химических элементов (Наливкин, 1969; Пономарева, 1971).

В растениях лабазника камчатского наиболее богаты химическими элементами корни и листья, в несколько меньшей степени стебли и соцветия. Корневища по сравнению с корнями содержат меньше химических элементов (табл. 4). В качестве особенностей минерального состава золы следует отметить повышенное содержание хлора, магния и натрия, что, по-видимому, связано с влиянием окружающего остров моря (табл. 4).

Общее количество химических элементов, сосредоточенное в биомассе исследованных ценозов, колеблется от 3347.8 до 4454.8 кг/га, в том числе азота от 476.68 до 778.46 кг/га (табл. 5).

Биологический круговорот зольных элементов и азота для крупнотравных ценозов не изучен. Учитывая химический состав различных структурных элементов фитомассы сообществ лабазника камчатского, а также годичную продуктивность, мы рассчитали потребление химических элементов годичным приростом и показали типы химизма ценозов (табл. 6).

Типы химизма устанавливаются по двум основным и наиболее характерным сопутствующим химическим элементам, потребляемым на построение органического вещества годичного прироста (Базилевич, Родин, 1971). Для сообществ лабазника камчатского ряд потребления имеет следующий вид: $\text{K} > \text{N} > \text{Mg} > \text{Cl} > \text{P} > \text{Ca} > \text{Na} > \text{Si} > \text{S} > \text{Fe} > \text{Mn}$. Анализ показал, что для лабазниковых сообществ характерен азотно-калиевый тип химизма со значительным количеством поглощения магния, хлора, фосфора и кальция. По материалам химического состава различных органов лабазника камчатского отмечено, что в каждом из них прослеживается свой порядок накопления химических элементов

листья — $\text{K} > \text{N} > \text{Ca} > \text{Cl} > \text{Mg} > \text{Si} > \text{P} > \text{S} > \text{Na} > \text{Fe} > \text{Mn}$

стебли — $\text{K} > \text{Cl} > \text{N} > \text{P} > \text{Na} > \text{Mg} > \text{Ca} \overset{\text{Si}}{\underset{\text{S}}{>}} \overset{\text{Mn}}{\underset{\text{Fe}}{>}}$

ТАБЛИЦА 4

Содержание химических элементов в различных частях растений *Filipendula camtschatica*, в % на единицу абс. сух. вещества (1974 г., о. Монерон, Сахалинская обл.)

Часть и орган растения	K	Ca	Mg	Mn	Na	Fe	Al	Si	S	P	N	Cl	Сумма	
													без N	с N
Соцветия	2.70	0.675	0.54	0.009	0.086	0.009	Не обнаружен	0.126	0.191	0.368	1.88	0.350	5.054	6.934
Листья	4.42	0.914	0.70	0.014	0.122	0.018	То же	0.360	0.221	0.316	1.89	0.870	7.955	9.845
Стебли	3.78	0.189	0.23	0.004	0.283	0.003	» »	0.064	0.061	0.353	0.67	0.760	5.727	6.397
Корневища	1.84	0.165	0.47	0.003	0.121	0.015	» »	0.038	0.057	0.264	1.08	0.420	3.393	4.473
Корни	4.98	0.312	1.60	0.013	0.502	0.101	» »	0.274	0.149	0.832	0.92	0.330	9.093	10.013
Опад	2.89	0.808	0.57	0.016	0.135	0.029	0.018	0.367	0.097	0.157	0.28	0.860	5.947	6.227
Подстилка	0.48	0.773	0.20	0.010	0.044	0.063	0.014	0.225	0.014	0.077	0.81	0.370	2.270	3.080

ТАБЛИЦА 5

Накопление химических элементов в биомассе и годичном приросте сообществ *Filipendula camtschatica*, кг/га (1974 г., о. Монерон, Сахалинская обл.)

Местообитание	Накопление химических элементов				Содержание химических элементов в биомассе		Накопление химических элементов в годичном приросте	Процент ежегодного накопления от общего количества химических элементов в биомассе
	в надземной фитомассе	в подземной фитомассе	в подстилке	всего в биомассе	зольных	азота		
Впадина в долине	1310.940	1992.582	557.480	3861.002	3147.702	713.300	1909.0	50.0
Подножье увала	1044.970	2886.241	523.600	4454.811	3676.353	778.458	1911.3	42.8
Склон увала	562.232	2372.866	412.720	3347.818	2871.138	476.680	1287.1	38.4

соцветия — $\mathrm{K} > \mathrm{N} > \mathrm{Ca} > \mathrm{Mg} > \mathrm{P} > \mathrm{Cl} > \mathrm{S} > \mathrm{Si} > \mathrm{Na} > \begin{matrix}\mathrm{Mn}\\ \mathrm{Fe}\end{matrix}$

корневища — $\mathrm{K} > \mathrm{N} > \mathrm{Mg} > \mathrm{Cl} > \mathrm{P} > \mathrm{Ca} > \mathrm{Na} > \begin{matrix}\mathrm{Fe}\\ \mathrm{S}\\ \mathrm{Si}\end{matrix} > \mathrm{Mn}$

корни—$\mathrm{K} > \mathrm{Mg} > \mathrm{N} > \mathrm{P} > \mathrm{Na} > \mathrm{Cl} > \mathrm{Ca} > \mathrm{Si} > \mathrm{S} > \mathrm{Fe} > \mathrm{Mn}$

Следовательно, типы химизма внутри каждого вида различны по органам растений.

Емкость круговорота в ценозах оценивается по десятибалльной шкале. За основу расчетов принимается годичный прирост фитомассы (Базилевич, Родин, 1971). По шкале емкости круговорота зольных элементов и азота сообщества лабазника камчатского оцениваются в VIII и IX баллов. Эта емкость считается большой (табл. 6). Анализируя полученные данные, можно сказать, что прослеживается прямая зависимость емкости круговорота химических элементов от величины годичного прироста.

ТАБЛИЦА 6

Потребление химических элементов годичным приростом *Filipendula camtschatica*, кг/га

Химический элемент	Местообитание		
	впадина в долине	подножье увала	склон увала
Si кислотный	16.0	16.0	13.0
» щелочной	31.0	28.0	21.0
всего	47.0	44.0	34.0
Al	—	—	—
Fe	6.0	7.0	7.0
Ca	118.0	105.0	68.0
Mg	157.0	178.0	142.0
Mn	2.0	2.0	1.5
Na	51.0	57.0	44.0
K	910.0	914.0	615.0
P	93.0	103.0	78.0
S	33.0	33.0	22.0
Cl	168.0	156.0	86.0
Всего зольных элементов	1585.0	1599.0	1097.0
N	324.0	312.3	189.6
Всего химических элементов	1909.0	1911.3	1287.1
Емкость круговорота, в баллах	IX	IX	VIII

Количество зольных элементов, ежегодно потребляемых и возвращаемых исследованными сообществами лабазника, отличается от количества в других ценозах тем, что величина элементов (калий+кремний+азот), ежегодно обращающихся в биологических циклах, здесь очень велика. Содержание важнейших органогенов (кальций+фосфор+сера) в золе опада сообществ составило 67% от общей ее суммы. Количество биогалогенов (натрий+хлор+сера) высокое и достигает 17%. Ежегодный возврат химических элементов с опадом надземной и подземной фитомассы составил от 1120.1 до 1551.9 кг/га; из них в подстилке содержалось от 412.72 до 557.48 кг/га (табл. 7). Можно сказать, что величины накопления и возврата растениями в почву химических элементов лабазниковыми ценозами близки (табл. 6, 7).

Подводя итоги, необходимо отметить, что сообщества лабазника камчатского потребляют значительное количество химических элементов на образование надземной фитомассы. Так, учитывая потребление химических веществ годичным приростом, на создание 1 т абс. сух. вещества над-

ТАБЛИЦА 7

Содержание химических элементов в опаде, подстилке и потребление их на годичный прирост фитомассы сообществ *Filipendula camtschatica*, кг/га (1974 г., о. Монерон, Сахалинская обл.)

Местообитание	Содержание химических элементов				Возвращается с опадом и содержится в подстилке	Потребляется годичным приростом
	в опаде			в подстилке		
	надземной части опада	подземной части опада	всего			
Впадина в долине	971.412	515.094	1486.506	557.480	2043.986	1909.0
Подножье увала	778.375	773.503	1551.878	523.600	2075.478	1911.3
Склон увала	404.755	633.337	1038.092	412.720	1589.296	1287.1

земной фитомассы лабазниковых ценозов требуется от 69.8 до 72.4 кг зольных элементов и от 13.7 до 15.1 кг азота.

Отличаясь высокой продуктивностью фитомассы и большой емкостью круговорота зольных элементов, сообщества лабазника камчатского оказывают существенное влияние на почву.

Исследования В. В. Пономаревой (1971) показали, что почвы Сахалина, занятые крупнотравьем, имеют свои характерные особенности. Отмечено, что большой опад надземной и подземной фитомассы, концентрация его на поверхности почвы и в верхних ее горизонтах, особенности химического состава опада (много калия, хлора, магния, кальция и фосфора) приводят к развитию дернового процесса, характерного для луговой растительности. Отмеченное положение — еще один из показателей того, что высокопродуктивные многолетние травянистые сообщества Дальнего Востока — крупнотравье, целесообразно относить к луговому типу растительности, несмотря на своеобразный, необычный для лугов внешний вид травостоев.

Сообщества *Filipendula camtschatica* — высокопродуктивные луговые ценозы (образуют до 58.2 т/га абс. сух. вещества). Они широко распространены в приокеанических районах Дальнего Востока, отличаются высокой общей зольностью растений и большой емкостью круговорота химических элементов (до 1911 кг/га). Для них характерны азотно-калиевый тип химизма, а также присутствие в золе фитомассы значительного количества биогалогенов (натрий, хлор, сера). При использовании травостоя с 1 т абс. сух. вещества надземной фитомассы лабазника камчатского выносится из почвы до 84 кг химических элементов, что необходимо учитывать при использовании травостоев.

ЛИТЕРАТУРА

Аринушкина Е. В. (1961). Химический анализ почв. М., МГУ. — Атлас Сахалинской области. (1967). Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР. М. — Базилевич Н. И., Родин Л. Е. (1971). Продуктивность и круговорот элементов в естественных и культурных фитоценозах (по материалам СССР). В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л., Наука. — Ермаков А. И., Арасимович В. В., Смирнова-Иконникова М. И., Мурри И. К. (1952). Методы биохимического исследования растений. М., Сельхозгиз. — Ивлев А. М. (1977). Особенности генезиса и биохимия почв Сахалина. М., Наука. — Калужская В. М. (1959). Руководство по зольному анализу растений. М., Всесоюзн. общ. почвоведов Почв. инст. АН СССР. — Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. (1956). Ред. И. В. Ларин. М.; Л., Сельхозгиз. — Наливкин Д. В. (1969). Ураганы, бури и смерчи. М., Наука. — Пономарева В. В. (1971). Некоторые особенности почвообразования на о. Сахалин и вопросы экологии луговых трав. Почвоведение, 10. — Понятовская В. М. (1964). Учет обилия и особенностей размещения видов в естественных растительных сообществах. В кн.: Полевая геоботаника, 3. М.; Л., Наука. — Попов М. Г. (1950). Растительность о. Монерон (Японское море). Бот. ж., 35, 4. — Поповцева А. А. (1974). Методическое руководство по ускоренному анализу золы растений. Сыктывкар. — Родин Л. Е., Н. П. Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. (1968). Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., Наука. — Степанова К. Д., Щербова М. А., Морозов В. Л., Рассохина Л. И. (1973). Продуктивность сообществ крупнотравья в Камчатской области. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, Наука. — Sørensen T. (1948). A method establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. Kong. Danske Vid. Selsk. Biol. Sk., 5, 4.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 3 II 1979.

УДК 582.738 (571.6)

Н. С. Павлова

О РАСПРОСТРАНЕНИИ И ТАКСОНОМИИ НЕКОТОРЫХ *FABACEAE* ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

N. S. PAVLOVA. ON THE DISTRIBUTION AND TAXONOMY OF SOME *FABACEAE* OF THE FAR EAST

Сообщаются новые данные о распространении на Дальнем Востоке 13 видов бобовых и вносятся уточнения в таксономию *Astragalus marinus*, *A. polaris*, *Oxytropis kamtschatica*.

Во время полевых исследований и при работе в Гербариях СССР (LE, WILR, MHA, VLA) выявлены новые местонахождения на Дальнем Востоке 13 видов бобовых. Среди них новый вид для флоры Дальнего Востока — *Oxytropis muricata* (Pall.) DC. Новые местонахождения дальневосточных эндемиков (*Astragalus tumninensis* N. S. Pavlova et Bassargin, *A. marinus* Boriss., *Oxytropis kamtschatica* Hult., *O. itoana* Tatew., *O. trautvetteri* Meinsh., *O. chankaensis* Jurtz., *Hedysarum ussuriense* I. Schischk. et Kom.), редкого на северо-востоке Азии *A. polaris* Benth. и заносных *A. danicus* Retz., *Trifolium montanum* L., *Coronilla varia* L., *Onobrychis viciifolia* Scop. уточняют их ареалы.

Для каждого вида нами приводится характеристика новых местонахождений. В таксономию *A. marinus*, *A. polaris*, *O. kamtschatica* вносятся уточнения.

Astragalus tumninensis N. S. Pavlova et Bassargin был собран и описан (Павлова, Басаргин, 1973) с горы Айча Тумнинского хребта в Хабаровском крае. Кроме locus classicus, этот вид обнаружен на высокогорьях о. Сахалин (Восточно-Сахалинские горы) и дважды собран на Сихотэ-Алине в Приморском крае. Оба сихотэ-алинских местонахождения находятся на территории Тернейского р-на: 1) бассейн верхнего течения р. Кемы, плато перед горой Высокой, высота около 1500 м над ур. м., на каменистых россыпях, 23 VII 1970, И. А. Флягина, Е. А. Смирнова; 2) верховье р. Серебрянки, близ вершины горы Глухоманки, 27 VIII 1972, О. В. Журба (WILR). На о. Сахалин *A. tumninesis* был собран еще в 1949 г. А. И. Толмачевым на горе Лопатина и опубликован под названием «*A. sachalinensis* Bunge» (Толмачев, 1950). При анализе сборов Толмачева (VLA) мы обнаружили сходство их с *A. tumninensis*, но установлению видовой идентичности сахалинских и сихотэ-алинских растений препятствовало то, что астрагал с горы Лопатина не имел цветков и плодов. По нашей просьбе этот астрагал был собран с горы Лопатина орнитологом В. А. Нечаевым 19 VI 1977 в фазе цветения (на некоторых экземплярах были также недозревшие плоды). Изучение новых сборов подтвердило принадлежность их к *A. tumninensis*. Для флоры Сахалина *A. tumninensis* является новинкой.

Astragalus marinus описан с о. Аскольд в Японском море. Во «Флоре СССР» (Борисова, 1946) указывается для этого вида японо-китайский ареал. M. Kitagawa (1979), ссылаясь на А. Г. Борисову, приводит *A. marinus* для Северо-Восточного Китая, но в примечании выражает сомнение в существовании здесь этого вида. Произрастание *A. marinus* в Китае и Японии пока не подтверждается гербарными материалами. В. Н. Ворошилов (1966) указывает, что этот литоральный вид встречается на побережье Японского моря в Приморском крае. По описанию, *A. marinus* характеризуется белой окраской венчиков. Наши наблюдения в природе показали, что окраска цветков *A. marinus* варьирует на протяжении ареала от чисто белых до синих. Популяции с чисто белыми цветками чаще встречаются на юге Приморского края по побережью Японского моря (острова Аскольд, Попов, Рейнеке, Русский). В районах севернее пос. Ольга преобладают популяции с бледно-фиолетовыми и фиолетовыми цветками, описанные нами (Павлова, 1979) как *A. marinus* var. *coerulea* N. S. Pavlova и var. *coerulea* f. *intermedia* N. S. Pavlova. Разновидность и форма *A. marinus* собраны нами на о. Сахалин: окр. пос. Пограничный, устье р. Лангери, на галечниках, 21 VII 1978, Н. С. Павлова. При изучении гербарных материалов Сахалинского комплексного научно-исследовательского института ДВНЦ АН СССР (г. Ново-Александровск) и Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР нами установлено, что образцы астрагала, собранные Е. М. Егоровой и А. М. Черняевой в районе поселков Пограничный и Широкая падь и опубликованные под названием «*A. sachalinensis* Bunge» (Егорова, 1968; Черняева, Егорова, 1968), представляют подвидовые таксоны *A. marinus.*

Astragalus polaris считался американским видом, распространенным на юге и северо-западе Аляски (Barneby, 1964). Недавно установлено, что *A. atlasovii* Kom., описанный с центральной Камчатки, является синонимом *A. polaris* (Barneby, 1973; Павлова, 1979). В Азии *A. polaris* найден (кроме locus classicus *A. atlasovii*) на юго-востоке территории Чукотского автономного округа близ побережья Берингова моря (Полежаев и др., 1976), в бассейне р. Анадырь (Юрцев, Коробков, 1979), на северо-востоке Корякии (Харкевич, Буч, 1976, под названием *A. atlasovii*) и на о. Карагинском (Харкевич и др., 1979). R. Barneby (1973) указывает амфиберингийский тип ареала для этого вида. В Гербарии Всесоюзного института лекарственных растений в Москве (WILR) обнаружен образец *A. polaris* (ошибочно определенный как «*A. alpinus*» и смонтированный на одном листе с типичным *A. alpinus*), собранный в южной части Магаданской обл.: бассейн р. Омолон, Северо-Эвенский р-н, ручей Решающий, приток р. Левый Кедон, песчано-галечные отложения, среди тальника, 16 VII 1957, Л. Б. Николаев. Это местонахождение *A. polaris*, значительно удаленное от побережья Берингова моря, можно считать самым западным в ареале этого вида. Магаданский экземпляр отличается от типичного *A. polaris* голыми бобами (у типичного *A. polaris* бобы густо опушены черными или бурыми волосками). *A. polaris* с голыми и опушенными плодами собран также на о. Карагинском Камчатской обл.: гора Туманная, 22 VIII 1976, В. Ю. Баркалов, А. И. Заворотний (VLA). Экземпляры с голыми плодами мы (Павлова, 1979) отнесли к особой разновидности *A. polaris* var. *leiocarpa* N. S. Pavlova.

Astragalus danicus — евразиатский вид, приводился как заносный для Амурской обл., Приморского и Хабаровского краев (Ворошилов, 1966; А. П. Нечаев, А. А. Нечаев, 1978). Новое местонахождение отмечено по Гербарию Биолого-почвенного института (VLA) в Камчатской обл.: Елизовский р-н, пос. Дальний, на сухих участках с *Pinus pumila*, 2 VII 1966, К. Д. Степанова, Г. А. Белая (ошибочно определен как «*A. alpinus*»).

Oxytropis kamtschatica указан для Камчатки и Северных Курильских островов (Ворошилов, 1966). E. Hultén (1929), характеризуя ареал остролодочника камчатского, отметил три местонахождения: вулканы Авачинский, Корякский и Ключевской. В Гербарии Биолого-почвенного института (VLA) имеются сборы этого вида из различных районов Корякского автономного округа, ошибочно определенные как «*O. longipes*»: 1) пос. Ачай-Ваям, 17 VII 1965, Н. С. Пробатова; 2) с. Каменское, аэропорт, берег р. Пенжина, 12 VII 1971, Н. С. Пробатова; 3) п-ов Говена, севернее мыса Приметного, 2 IX 1975, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч; 4) о. Карагинский, бассейн р. Маркеловки, 31 VII 1976, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч; 5) о. Карагинский, гора Высокая, 22 VIII 1976, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч; 6) о. Карагинский, гора Перевал, 22 VIII 1976, М. Ю. Горшков, А. Е. Кожевников. Возможно, из-за неправильного определения *O. kamtschatica* не был включен в список новинок для флоры о. Карагинского (Харкевич и др., 1979). В цветущем состоянии *O. kamtschatica* и *O. longipes* трудно различимы в гербарии, хотя относятся к разным секциям. При наличии плодов эти виды определить легко. У *O. longipes* бобы на длинной ножке, выступающей из трубки чашечки, прямостоячие, веретеновидные. У *O. kamtschatica* бобы сидячие или на очень короткой ножке, не выступающей из трубки чашечки, продолговато-цилиндрические; зрелые бобы лежат на земле полуоткрытыми. По форме бобов и строению цветков *O. kamtschatica* сходен с *O. tschuktschorum* Jurtz. Hultén (1929) считал, что *O. kamtschatica* следует относить к секции *Arctobia* Bunge вместе с *O. nigrescens* (Pall.) Fisch. Во «Флоре СССР» (Федченко, Васильченко, 1948) он отнесен в секцию *Orobia* Bunge, виды которой имеют иную форму бобов. Соглашаясь с мнением Hultén, мы считаем, что необходимо перенести *O. kamtschatica* из секции *Orobia* в секцию *Arctobia*. Находки *O. kamtschatica* в Корякии значительно продвигают на север границу ареала вида.

Oxytropis muricata во «Флоре СССР» (Шишкин, 1948) указан для южной части Сибири и северной Монголии. В 1978 г. этот вид найден в западной части Амурской обл.: Сковородинский р-н, пос. Игнашино, 23 VI 1978, В. М. Старченко, Э. В. Бойко. Встречается *O. muricata* небольшими группами на сухих склонах по берегу р. Амур среди редкого сосняка с *Stellaria dichotoma*, *Aquilegia viridiflora*, *Saxifraga spinulosa*, *Delphinium grandiflorum*, *Dontostemon dentatus*, *Hemerocallis minor*, *Bupleurum scorzonerifolium*, *Peucedanum terebinthaceum*, *Rhaponticum uniflorum*. Вероятно, в этом районе проходит восточная граница ареала сибирско-монгольского вида.

Oxytropis itoana описан с о. Уруп. Тип в Саппоро (Япония). Во «Флору СССР» не был включен как сомнительный. В 1946 г. был собран Д. П. Воробьевым на о. Уруп (Воробьев, 1956) и там же в 1964 г. Е. М. Егоровой. В 1971 г. впервые найден на о. Итуруп: окр. пос. Осеннее, 29 VIII 1971, С. В. Маханьков, Л. П. Маханькова и Л. Бендик.

Oxytropis trautvetteri указывался для Охотии (Ворошилов, 1966). В. А. Нечаев собрал этот вид на о. Сахалин: п-ов Шмидта, мыс Елизавета, 13 VIII 1976.

Oxytropis chankaensis отмечался только для побережья оз. Ханка (Ворошилов, 1966). По гербарным материалам известно нахождение *O. chankaensis* на ж.-д. насыпях в местах, отдаленных от естественного ареала: 1) ж.-д. ст. Чернышевка Анучинского р-на, 10 VI 1954, П. Д. Ярошенко, Г. Э. Куренцова (МНА); 2) окр. г. Уссурийска, 1 VIII 1966, коллектор не известен; 3) ж.-д. разъезд Новобельмановка Хорольского р-на, в массе, 15 X 1979. По-видимому, остролодочник ханкайский занесен на ж.-д. насыпи со строительным материалом.

Hedysarum ussuriense — дальневосточный эндемик. Ранее отмечался (Ворошилов, 1966; Павлова, 1971) только на юге Приморского края для бассейна р. Партизанской (горы Чандалаз, Брат, Сестра). Новое местонахождение найдено много севернее — в Сихотэ-Алинском заповеднике: Тернейский р-н, бассейн верхнего течения р. Заболоченной, верховье р. Осиновой, на высоте 920 м над ур. м., 28 VII 1971, И. А. Флягина, Е. А. Смирнова.

Trifolium montanum — на Дальнем Востоке заносный. Собирался на ж.-д. ст. Кангауз Шкотовского р-на (Верхолат, Нечаева, 1975). В настоящее время выявлено еще два местонахождения: 1) Надеждинский р-н, пос. Раздольное, на вершине сопки, 15 VII 1974, П. П. Гриценко; 2) окр. Владивостока, Академгородок, на вершине сопки, среди кустарников, небольшая популяция, 10 VII 1976, К. П. Уланова, Н. С. Павлова.

Coronilla varia — занесен с запада. Собран в окр. пос. Екатериновка Партизанского р-на у ж.-д. линии 4 VII 1975 Н. Н. Кудашевой. Ранее собирался на ст. Анисимовка (Кангауз) Шкотовского р-на (Горовой, Сахно, 1971).

Onobrychis viciifolia — вид заносный из культуры. Обнаружен П. Г. Горовым в пределах г. Владивостока, на Первой речке у мельзавода, по краю дороги среди дикорастущих растений (собран 5 VII 1979 Н. С. Павловой).

Флористические новинки, отмеченные в статье, переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

За предоставление гербарных образцов бобовых считаю приятным долгом выразить благодарность В. М. Старченко, И. А. Флягиной и В. А. Нечаеву. Благодарю также П. Г. Горового за помощь при работе над статьей.

ЛИТЕРАТУРА

Борисова А. Г. (1946). Род *Astragalus* L., секция *Onobrychium* Bunge. Флора СССР, 12. — Верхолат В. П., Нечаева Т. И. (1975). О некоторых заносных и редких растениях Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 12. — Воробьев Д. П. (1956). Материалы к флоре Курильских островов. Тр. Дальневост. фил. АН СССР, сер. бот., 3 (5). — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М. — Горовой П. Г., Сахно В. Г. (1971). О двух родах, новых для флоры советского Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 7. — Егорова Е. М. (1968). К характеристике эндемов флоры Сахалина. Тр. Сахал. КНИИ СО АН СССР, 18. — Нечаев А. П., Нечаев А. А. (1978). Дополнения к флоре Нижнего Приамурья. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 108. — Павлова Н. С. (1971). К систематике дальневосточных видов рода *Hedysarum* L. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 82. — Павлова Н. С. (1979). Систематический обзор видов рода *Astragalus* L. (сем. *Fabaceae* Lindl.) советского Дальнего Востока. Комаровские чтения, 27. Владивосток. — Павлова Н. С., Басаргин Д. Д. (1973). Новый вид астрагала с Дальнего Востока. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 90. — Полежаев А. Н., Хохряков А. П., Беркутенко А. Н. (1976). К флоре Беринговского района Магаданской области. Бот. ж., 61, 8. — Толмачев А. И. (1950). О высокогорной флоре г. Лопатина. Бот. ж., 35, 4. — Федченко Б. А., Васильченко И. Т. (1948). Род *Oxytropis* DC., секция *Orobia* (Bunge) Aschers. et Graebn. Флора СССР, 13. М.; Л. — Харкевич С. С., Буч Т. Г. (1976). Сосудистые растения северной Корякии. Бот. ж., 61, 8. — Харкевич С. С., Буч Т. Г., Баркалов В. Ю., Горшков М. Ю. (1979). Дополнения к флоре сосудистых растений острова Карагинского (Берингово море). Бот. ж., 64, 5. — Шишкин Б. К. (1948). Род *Oxytropis* DC., секция *Polyadena* Bunge. Флора СССР, 13. М.; Л. — Черняева А. М., Егорова Е. М. (1968). Редкие флористические находки в Восточно-Сахалинских горах. Тр. Сахал. КНИИ СО АН СССР, 19. — Юрцев Б. А., Коробков А. А. (1979). Флористические находки в бассейне Анадыря (1977). Бот. ж., 64, 5. — Barneby R. C. (1964). Atlas of N. American *Astragalus*. Mem. New York Bot. Gard., 13. — Barneby R. C. (1973). A range extension and a new synonym for *Astragalus polaris* Benth. Rhodora, 75. — Hultén E. (1929). Flora of Kamtchatka and the adjacent islands. Kungl. Svenska Vet.-Akad. Handl., ser. 3, 8, 1. — Kitagawa M. (1979). Neo-Lineamenta Florae Manshuricae.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 7 I 1980.

УДК 582 : 582.757.2

Д. Д. Басаргин

К ВОПРОСУ О ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ *EUPHORBIA DISCOLOR (EUPHORBIACEAE)*

D. D. BASARGIN. ON THE INTRASPECIFIC DIFFERENTIATION IN *EUPHORBIA DISCOLOR (EUPHORBIACEAE)*

Дифференциация полиморфного сибирско-центральноазиатского вида *Euphorbia discolor* Ledeb. идет в направлении формирования двух самостоятельных групп — ксерофитной и ксеромезофитной. В связи с этим предлагается различать в границах рассматриваемого таксона два подвида *E. discolor* Ledeb. ssp. *discolor* и *E. discolor* Ledeb. ssp. *karoi* (Freyn) Basargin.

В системе подрода *Esula* Pers. (род *Euphorbia* L.) полиморфная секция *Esula* Dumort. — наиболее трудная в таксономическом отношении. Я. И. Проханов (1926, 1927, 1933, 1941, 1949, 1964) внес значительный вклад в познание этой сложной группы, но не успел закончить ее таксономическое изучение. В пределах названной секции особенно трудной представляется совокупность видов, группирующихся вокруг *E. esula* L. (Проханов, 1933). По мнению Б. А. Кузманова (Kouzmanov, 1964), секция *Esula* происходит из Центральной Азии, где наблюдается ее наибольшая дифференциация. Среди представителей секции наиболее полиморфным является вид *E. discolor* Ledeb. (ser. *Esulae* Prokh.) — молочай разноцветный. Он описан из окрестностей г. Иркутска, тип хранится в Ленинграде (LE). Данный вид в Европе замещается близким видом *E. esula*. Заслугой Проханова (1949) следует считать восстановление им *E. discolor* в ранге самостоятельного вида путем обоснованного отграничения его от европейского вида *E. esula*.

Ареал *E. discolor* характеризуется обширностью в широтном и долготном направлениях: Западная и Восточная Сибирь до бассейна р. Колымы, частично Восточный Казахстан, МНР, Северо-Восточный Китай и часть Центрального Китая, советский Дальний Восток (Приморский и Хабаровский края, Амурская обл.), северная часть п-ова Корея. Рассматриваемый вид является континентальным, т. е. не выходящим из пределов азиатского материка на островные территории в Тихоокеанском регионе (включая п-ов Камчатка). На Крайнем Севере молочай разноцветный проникает по долине р. Лены глубоко в арктическую зону, почти до побережья Северного Ледовитого океана. По гербарным материалам (LE), крайняя северная точка распространения молочая разноцветного в Заполярье имеет координаты 71°31′ с. ш., 127°20′ в. д. (низовья р. Лены, западные отроги хр. Туора-Сись, бассейн р. Огоньюр-Юрэге, щебнистые россыпи, 19 VII 1956, Б. Н. Норин, В. В. Петровский, В. С. Штепа). На юге ареал его достигает пустыни Гоби (МНР, КНР), вплоть до Центрального Китая.

Эдафические и фитоценотические условия обитания молочая разноцветного весьма разнообразны (степные, полустепные, луговые склоны, лиственничные, кедрово-лиственничные, смешанные и широколиственные леса, сосняки, березняки, лесные луга и опушки, осыпи и каменистые склоны, приречные луга и кустарники, галечники и песчаники). В высокогорьях Восточного Саяна молочай разноцветный встречается даже в гольцовом поясе до высоты 1800—2150 м над ур. м., где он обитает на скалистых или на крутых луговых и полузадерненных горных склонах (Малышев, 1968). Естественно, обширность ареала и разнообразие условий обитания (эврийкия) обусловили значительную внутривидовую дифференциацию *E. discolor*.

В пределах *E. esula* К. И. Максимович (1883) различал две разновидности — var. *latifolia* Ledeb. и var. *cyparissioides* Boiss. К var. *latifolia* Максимович относил растения, соответствующие по признакам типу *E. dis-*

color, а к var. *cyparissioides* — низкорослые сизоватые растения с вегетативными стеблевыми побегами, имеющими узколинейные листья. Следует заметить, что вопрос о таксономическом статусе низкорослых растений, распространенных в Сибири и на Дальнем Востоке, наиболее дискуссионный. Такие растения некоторые авторы относили к *E. cyparissias* L. (Hegi, 1924; Комаров, Клобукова-Алисова, 1932). Однако было показано, что *E. cyparissias* — европейский вид и на азиатский материк не заходит (Boissier, 1862; Pax, 1896; Крылов, 1935; Проханов, 1941, 1949). К тому же он является представителем другого ряда (*Virgatae* Prokh.). Низкорослые растения из Забайкалья известны под названием *E. karoi* Freyn. Однако характер фенотипической изменчивости этих растений в зависимости от эколого-географических условий свидетельствует об отсутствии четкой грани между *E. discolor* и *E. karoi*. Как в популяциях *E. discolor*, так и в популяциях *E. karoi* имеются переходные формы с чертами обоих видов (морфологический хиатус выражен). Такие популяции можно различать по численному преобладанию соответствующих фенотипов «discolor» или «karoi». Изучение материалов отечественных гербариев (LE, MW, MHA, MOSM, NS, TK, VLAD, Хабаровский педагогический институт) и собранных нами на Дальнем Востоке и Забайкалье в 1970—1980 гг. показало, что *E. karoi*, т. е. низкорослые растения с более узкими стеблевыми листьями, по своей общей морфологии и характеру фенотипической изменчивости сходен с *E. discolor*. Результаты сравнительного морфолого-географического анализа убеждают в необходимости различать в пределах вида *E. discolor* два подвида: собственно *E. discolor* ssp. *discolor* и *E. discolor* ssp. *karoi*. Распространение указанных подвидов соответствует двум основным типам экосистем — лесным и лесостепным (или почти степным) фитоценозам. Ssp. *discolor* тяготеет к горно-лесным массивам с каменистыми эдафотопами, ssp. *karoi* — к остепненным или степным системам эдафотопов с каменистыми или песчаными выходами. Названные подвиды являются симпатрическими, однако их популяции нередко в разной степени экологически разобщены, что уменьшает возможность скрещиваний между ними.

Растения ssp. *karoi* обычно меньших размеров, имеют сизоватые стеблевые листья, которые сравнительно рано опадают, вместо аксиллярных генеративных побегов у них развиваются преимущественно вегетативные побеги, иногда с многочисленными узколинейными листьями. Заметны различия между подвидами в формировании эпиморфологических структурных элементов. У растений ssp. *discolor* в сенильный период наблюдается многостебельность (сноповидное кущение). У отдельных особей на одном корне развивается иногда более 20 стеблей. У растений ssp. *karoi* число стеблей одной особи обычно не превышает 5—8. Вегетативные и генеративные органы растений обоих подвидов имеют ряд переходных признаков.

Ниже приводим номенклатурные комбинации, основную синонимику подвидов *E. discolor* и их краткое описание.

Euphorbia discolor Ledeb. ssp. *discolor*. — *E. discolor* Ledeb. 1850, Fl. Ross. 3, 2 : 577; Turcz. 1854, Bul. Soc. Nat. Moscou, 27, 2 : 87; id. 1856, Fl. Baic.-Dahur. 2, 2 : 360; Прох. 1949, Фл. СССР, 14 : 423; Груб. 1955, Консп. Фл. МНР (Тр. Монгольск. ком. АН СССР, 67): 203; М. Попов, 1959, Фл. Средн. Сиб. 2 : 822, рис. 96; Малыш. 1965, Высокогорн. фл. Вост. Саяна : 182; Ворош. 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 289; он же, 1966, Опред. раст. Примор. Приамур.: 256; М. Попов и Бусик, 1966, Консп. Фл. побереж. оз. Байкал: 194; Малыш. 1968, Опред. высокогорн. раст. Южн. Сиб.: 189; Пешкова, 1972, Степн. фл. Байкальск. Сиб.: 79; Галактионова, 1974, Опред. высш. раст. Якутии: 363; Груб. 1975, Фл. Забайкалья, 7 : 687; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб. 2 : 649; Kitag. 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 426. — *E. esula* L. δ. *latifolia* Ledeb. 1850, l. c.: 576. — *E. maackii* Meinsh. 1871, Beitr. Kenntn. Russ. Reich. 26 : 204, p. p. — *E. esula* L. α. *typica* Kryl. 1909, Фл. Алт. Томск. губ. 5 : 1192, p. p. — *Galarhoeus esula* (L.) Hara var. *latifolius* (Ledeb.) Kitag. 1937, Bul. Inst. Sci. Res. Manch.

13 : 2 — *E. chankoana* Worosch. 1961, Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 40 : 49. — *E. esula* auct. non L.: Ledeb. 1838, Fl. Alt. 4 : 181; id. 1850, l. c.: 575; Turcz. 1854; l. c.: 86, p. p.; id. 1856, l. c.: 359, p. p.; Maxim. 1859, Mém. Prés. Acad. Sci. Pétersb. Div. Sav. 9 (Prim. Fl. Amur.): 238; Регель, 1861, Раст. Уссур. страны, в кн.: Маак, Путешест. по дол. р. Уссури, 2 : 140; Boiss. 1862, *Euphorbiaceae* in DC. Prodr. 15, 2 : 160, p. p.; Fr. Schmidt, 1868, Mém. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 12, 2 (Reis. Amur-Land. Ins. Sachal.): 60; Maxim. 1883, Mél. Biol. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 839; Pax, 1896, *Euphorbiaceae* in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 5 : 110, p. p.; Ком. 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2, 2): 689; Крыл. 1909, цит. соч.: 1192; Nakai, 1911, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 31 (Fl. Kor. 2): 186; Прох. 1926, Изв. АН СССР, сер. 6, 20, 13—14 : 1374; он же, 1927, Изв. АН СССР, сер. 6, 21, 3—4 : 211; Ком. и Алис. 1932, Опред. раст. Дальневост. края, 2 : 711; Kitag. 1939, Rep. Inst. Sci. Res. Manch. 3, Append. 1 (Lineam. Fl. Mansh.): 303; Королева и др. 1973, Опред. раст. Новосиб. обл.: 142; Kitag. 1979, l. c.: 427, p. p. — *E. gmelinii* auct. non Steud.: Крыл. 1935, Фл. Зап. Сиб. 8 : 1877, p. p.

Ксеромезофит. Корень стержневой. Стебли высотой до 30—40 (60) см, слегка бороздчатые, иногда темно-фиолетовые или слабо красноватые. Стеблевые листья линейно-лопатчатые, обратнояйцевидные или эллиптические, с клиновидным основанием, обычно сохраняющиеся до созревания плодов. Число лучей в зонтиковидном соцветии варьирует в пределах 5—13 (14). Листочки оберточек обычно с усеченным основанием, нередко налегают друг на друга, образуя кружок. Нектарники циатиев полулунные желто-коричневые, бурые или почти темно-бурые. Пыльники бледно-желтые или рыжеватые. Столбики сросшиеся примерно на $^1/_3$ их высоты. Цвет семян изменчив (сизые, фиолетово-сизые, буроватые, темно-фиолетовые). Поликарпик.

Euphorbia discolor Ledeb. ssp. *karoi* (Freyn) Basargin, comb. nov. — *E. karoi* Freyn, 1896, Oesterr. Bot. Zeitschr. 46 : 58; Прох. 1949, Фл. СССР, 14 : 424. — *E. cyparissias* L. β. *pubescens* Ledeb. 1838, Fl. Alt. 4 : 180. — *E. esula* L. var. *cyparissioides* Boiss. 1862, *Euphorbiaceae* in DC. Prodr. 15, 2 : 161, p. p.; Maxim. 1883, Mél. Biol. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 841; Forbes a. Hemsley, 1894, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 26 : 412; Ком. 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2, 2): 690; Крыл. 1909, Фл. Алт. Томск. губ. 5 : 1192. — *E. maackii* Meinsh. 1871, Beitr. Kenntn. Russ. Reich. 26 : 204, p. p.; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб. 2 : 649. — *E. esula* β. *gracilis* Kryl. 1909, l. c.: 1193. — *E. gmelinii* Steud. var. *angustifolia* Kryl. 1935, Фл. Зап. Сиб. 8 : 1877. — *E. cyparissias* auct. non L.: Ledeb. 1850, Fl. Ross. 3, 2 : 574, p. p.; Turcz. 1854, Bul. Soc. Nat. Moscou, 27, 2 : 86; id. 1856, Fl. Baic.-Dahur. 2, 2 : 359; Hegi, 1924, Ill. Fl. Mittel-Europ. 5, 1 : 167, p. p.; Ком. и Алис. 1932, Опред. раст. Дальневост. края, 2 : 711. — *E. esula* L. γ. *caesia* auct. non C. A. Mey.: Крыл. 1909, цит. соч.: 1192. — *E. kaleniczenkoi* auct. non Czern.: Kitag. 1939, Rep. Inst. Sci. Res. Manch. 3, Append. 1 (Lineam. Fl. Mansh.) : 304.

Ксерофит. Корень стержневой. Стебли 10—20(30) см высотой, более или менее опушенные, особенно в средней части, слабо бороздчатые, в нижней части сизые или темно-фиолетовые, иногда слабо красноватые. Стеблевые листья сильно варьируют: линейно-лопатчатые, широколопатчатые, обратнояйцевидные, эллиптические, ланцетовидно-удлиненные, продолговатые и узколинейные. Вегетативные побеги у генеративных растений часто с многочисленными узколинейными листьями. Лучей в зонтиковидном соцветии обычно 5. Аксиллярные цветоносные побеги не всегда развиты. Листочки оберточек обычно клиновидно-ромбовидной формы, иногда веерообразные, не налегают друг на друга, но часто плотно соприкасаются. Нектарники циатиев полулунные светло-желтые или желто-коричневые, иногда почти темно-бурые. Пыльники бледно-желтые или рыжеватые. Столбики сросшиеся на $^1/_3$ их высоты. Семена сизые или светло-фиолетовые. Поликарпик.

Хорология рассматриваемых подвидов специфична в некоторой степени. Ареал ssp. *discolor* в целом совпадает с общим ареалом вида и представляет собой своеобразный фон, на котором выделяются отдельные пятна ssp. *karoi*. Популяции ssp. *discolor* как основной ветви вида рассеяны большей частью в Циркумбореальной области (провинции Западно-Сибирская, Алтае-Саянская, Среднесибирская и Забайкальская). Область распространения ssp. *karoi* находится в пределах Северо-Восточного Китая, Юго-Восточного Забайкалья, восточных и юго-восточных районов МНР. Незначительные вкрапления небольших популяций подвида имеются на Дальнем Востоке, в Южной Сибири и Якутии. Основная часть ареала ssp. *karoi* находится в лесостепной зоне Маньчжурской провинции Восточноазиатской области Бореального подцарства и степных ландшафтов Монгольской провинции Центральноазиатской подобласти Ирано-Туранской области Древнесредиземноморского подцарства Голарктики.

Подвиды имеют ряд разновидностей. Процесс внутривидовой дифференциации *E. discolor*, вероятно, происходит в направлении возрастающей изоляции ксероморфных элементов от промезоморфных. Сформировавшиеся в процессе эволюции две основные эколого-географические ветви вида переживают на современном этапе развития активную стадию генетической автономизации. Основной узел, где наиболее выражена дифференциация *E. discolor*, находится в пределах соприкосновения трех флористических областей Голарктики — Циркумбореальной, Ирано-Туранской и Восточноазиатской.

ЛИТЕРАТУРА

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. (1932). Определитель растений Дальневосточного края, 2. Л., Изд. АН СССР. — Крылов П. Н. (1935). Флора Западной Сибири, 8. Томск, Изд. Томск. гос. унив. — Малышев Л. И. (1968). Определитель высокогорных растений Южной Сибири. Л., Наука. — Проханов Я. И. (1926). Монгольские и тангутские молочаи. Изв. АН СССР, 6, 20, 13—14. — Проханов Я. И. (1927). Монгольские и тангутские молочаи. Изв. АН СССР, 6, 21, 3—4. — Проханов Я. И. (1933). Систематический обзор молочаев Средней Азии. ОНТИ, М.; Л., Госхимтехиздат. — Проханов Я. И. (1941). Молочаи в Среднем Поволжье. Тр. Куйбыш. бот. сада, 1. — Проханов Я. И. (1949). Молочай — *Euphorbia* L. В кн.: Флора СССР, 14. — Проханов Я. И. (1964). Конспект системы молочаев СССР. Добавления и изменения. В кн.: Нов. сист. высш. раст. Л., Наука. — Boissier E. (1862). *Euphorbiaceae.* In: De Candolle A. P. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, 15, 2. — Hegi G. (1924). Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 5, 1. München. — Kouzmanov B. A. (1964). On the origin of *Euphorbia* subgen. *Esula* in Europe (*Euphorbiaceae*). Blumea, 12, 2. — Maximowicz K. (1883). Diagnoses plantarum novarum asiaticarum, 5. Mél. Biol. Acad. Sci. Pétersb., 11. — Pax F. (1896). *Euphorbiaceae.* In: Engler A., K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, 5. Leipzig.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 3 II 1979.

УДК 581.9 (571.651) (571.661)

А. Н. Полежаев, А. П. Хохряков, А. Н. Беркутенко

О ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЕРХОВИЙ Р. ЕРОПОЛ (НА ГРАНИЦЕ КОРЯКИИ И ЧУКОТКИ)

A. N. POLEZHAEV, A. P. KHOKHRYAKOV, A. N. BERKUTENKO
ON THE FLORA AND VEGETATION OF THE UPPER REACHES OF THE EROPOL RIVER
(ON THE BOUNDARY BETWEEN KORYAKIA AND CHUKOTKA)

Дан краткий очерк растительности и приведен список сосудистых растений в количестве 265 видов, собранных одним из авторов в верховьях р. Еропол на границе Чукотского и Корякского автономных округов.

Район исследований интересен тем, что расположен на водоразделе бассейнов рек Омолона, Анадыря, Пенжины и во флористическом отношении изучен мало. Ближайшие флористические сборы произведены А. П. Хохряковым в верховьях р. Авланди и Г. Л. Антроповой — в среднем течении р. Большой Олой (Хохряков, 1978), С. С. Харкевичем — в верховьях р. Пенжины (Харкевич, Буч, 1976), А. Н. Полежаевым — в нижнем течении р. Еропол (Полежаев и др., 1979).

В данной работе использованы результаты полевых наблюдений и гербарные сборы А. Н. Полежаева в верховьях р. Еропол и ее притоков на площади около 400 км². Не являясь исчерпывающими, эти сборы тем не менее дают достаточно определенное представление о флоре изученной территории. Гербарные материалы были обработаны А. П. Хохряковым и А. Н. Беркутенко.

Растения гербаризировались в июле 1979 г. По личным наблюдениям Полежаева, в течение июля температура воздуха днем колебалась от +5 до +20° С, а скорость ветра — от 0.5 до 9.0 м/с. Часто бывали дожди и туманы. В конце июля и начале августа отмечались заморозки на поверхности почвы в долине реки.

Река Еропол берет свое начало с восточного макросклона Колымского хребта. Высота горных вершин здесь нередко достигает 1500—2000 м над ур. м. Перевалы, склоны и вершины гор на высотах более 600 м над ур. м. заняты каменистой пустыней. Среди каменистых осыпей, россыпей и скальных обнажений встречаются отдельные экземпляры *Dryopteris fragrans*, *Cystopteris fragilis*, *Minuartia macrocarpa*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga firma*, *Potentilla uniflora*, *Oxytropis czukotica*, *Bupleurum triradiatum*, *Eritrichium villosum*, *Artemisia furcata*, *Dianthus repens*.

Ниже по склонам каменистые пустыни сменяются лишайниковыми и кустарничковыми тундрами. Сплошные покровы образуют лишайники *Cladonia stellaris*, *Cetraria nivalis*, *Alectoria ochroleuca*. Из высших растений здесь обычно присутствуют *Arctous alpina*, *Empetrum nigrum* s. l., *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Cassiope tetragona*, *C. ericoides*.

Возле снежников и наледей нередки нивальные луговины, где встречаются *Ranunculus nivalis*, *R. pygmaeus*, *Sieversia pusilla*, *Nardosmia glacialis*, *N. gmelinii*, *Rhodiola rosea*, *Thalictrum alpinum*, *Epilobium davuricum*, *Parnassia kotzebuei*, *Saxifraga nivalis*. Небольшие участки кедровниково-ольховниковых зарослей распространены в защищенных местах горных склонов на высотах 500—600 м над ур. м. Здесь обычно присутствуют *Betula exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *Hierochloë alpina*, *Polygonum tripterocarpum*, *Ledum decumbens*, *Boschniakia rossica*.

На сфагновом покрове отмечены *Oxycoccus microcarpus*, *Orthilia obtusata*, *Andromeda polifolia*.

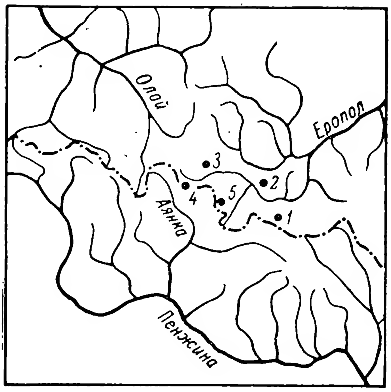
Из лишайников преобладают *Cladonia rangiferina*, *Cetraria cucullata*. Пологие склоны и межгорные долины заняты кустарничково-травяно-моховой и кочкарной осоково-пушицевой тундрами. Помимо ерника и эрикоидных кустарничков, здесь отмечены *Eriophorum vaginatum*, *Carex lugens*, *Claytonia acutifolia*, *Nardosmia frigida*, *Polygonum ellipticum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Salix reticulata*, *S. sphenophylla*, *Hedysarum hedysaroides*.

На обычных в таких местах поселениях сусликов встречаются *Aconitum delphinifolium* s. l., *Chamerion angustifolium*, *Dracocephalum palmatum*.

Вдоль русел рек и ручьев развиваются заросли ивняков, которые образуют *Salix pulchra*, *S. anadyrensis* с *S. saxatilis* под их пологом.

В травостое здесь обычно отмечаются *Polemonium acutiflorum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Alopecurus glaucus*, *Leymus interior*, *Allium schoenoprasum*, *Polygonum viviparum*, *Moehringia lateriflora*, *Wilhelmsia physodes*, *Astragalus alpinus*, *Viola epipsiloides*, *Chamerion latifolium*.

На остепненных склонах по берегам рек произрастают *Pulsatilla multifida*, *P. davurica*, *Arnica iljinii*, *Erysimum pallasii*, *Dracocephalum palmatum*, *Chamerion angustifolium*.



Схематическая карта пунктов сбора растений (*1—5*).

штрихпунктирной линией показана административная граница между Чукотским и Корякским автономными округами.

В депрессиях рельефа имеются озера и небольшие участки сфагновых болот. В воде по берегам озер обычно встречаются *Hippuris vulgaris*, *Sparganium hyperboreum*, *Carex stans*, *Comarum palustre*, *Arctophila fulva*, *Caltha arctica*, *Rumex arcticus*, *Ranunculus gmelinii*, *Eriophorum triste*.

Из древесных пород в верховьях Еропола произрастают единичные низкорослые деревья тополя и чозении в долине реки. На склонах и перевалах изредка встречается лиственница. Высота ее обычно не превышает 50—100 см, но отдельные деревья достигают 2—3 м и плодоносят. По нашим наблюдениям, в районе исследований административная граница между Чукотским и Корякским автономными округами совпадает с естественным физико-географическим рубежом, препятствующим проникновению лиственницы в долину реки. Не далее как в 10 км к югу от правого истока Еропола через перевал, не превышающий 600 м над ур. м., в долине р. Аянка (левый приток р. Пенжины), по ее притокам и нижним третям горных склонов распространены лиственничные редколесья с высотой деревьев 7—12 м. Из бассейна р. Пенжины лиственница проникает в верховья правых притоков р. Еропол — Тымкывээм, Макавээм, Аунейская. Отдельные лиственницы отмечены и в верховьях левых притоков р. Еропол — Куйвивээм и Ныгчекваам, куда они проникают по р. Большой Олой через перевалы, высота которых не превышает 600 м над ур. м. Очевидно, через верховья р. Еропол проходит один из путей миграции растений из Охотии и Корякии в бассейн Анадыря. Лиственничные леса в долине Еропола и редколесья на склонах гор начинаются в 100 км ниже верховий возле устья левого притока — Карьяваам. Тополево-чозениевые леса поднимаются на 40 км выше до устья левого притока — Ныгчекваам, а далее по Ерополу и его притокам встречаются лишь отдельные деревья. По-видимому, в периоды с благоприятными климатическими условиями лиственница проникает в долину Еропола. На это указывает находка нескольких засохших стволов лиственницы высотой 5—7 м в верховьях Еропола. Интересен и тот факт, что, по данным лесной таксации, средний возраст деревьев лиственницы в низовьях Еропола составляет 60 лет, тогда как в долине р. Анадырь — 160 лет.

Ниже приводится список 265 сосудистых растений, из которого 65% видов являются общими с флорой среднего течения р. Большой Олой (Хохряков, 1978) и 62% видов — общими с флорой верховий р. Пенжины (Харкевич, Буч, 1976). В изученном районе найдено 80 новых видов, которые не были отмечены для низовий р. Еропол (Полежаев и др., 1979). Из интересных флористических находок следует отметить *Cryptogramma stelleri*, *Carex scirpoidea*, *Claytonia arctica*, *Minuartia elegans*, *Draba juvenilis*, *Saxifraga eschscholtzii*, *S. omolojensis*, *Eritrichium aretioides*, *Pedicularis langsdorffii*.

В приводимом ниже списке растений цифрами обозначены пункты сбора, показанные на рисунке. Нами приняты следующие обозначения: 1 — окрестности горы Подсвечник, 2 — окрестности оз. Тэнмавгытгын, 3 — р. Импики, 4 — правый исток р. Еропол, 5 — р. Эргывээм.

Гербарные образцы собранных видов хранятся в Институте биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР (Магадан).

Вид	Пункты сбора
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.	3
C. dickieana R. Sim	2, 3
Woodsia glabella R. Br.	2, 5
W. ilvensis (L.) R. Br.	3
Dryopteris fragrans (L.) Schott	1
Cryptogramma stelleri (S. G. Gmel.) Prantl	3
Equisetum arvense L.	1—3
E. pratense Ehrh.	3
E. scirpoides Michx.	3
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr	3
Lycopodium appressum (Desv.) V. Petrov	3
L. dubium Zoega	1
Selaginella sibirica (Milde) Hieron.	1—3
Pinus pumila (Pall.) Regel	3, 5
Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.	3—5
Juniperus sibirica Burgsd.	3
Sparganium hyperboreum Laest.	5
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	1, 3—5
Alopecurus glaucus Less.	2, 3
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	1, 2, 5
Calamagrostis holmii Lange	3, 4
C. langsdorffii (Link) Trin.	3, 5
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	3
C. purpurascens R. Br.	3
Deschampsia sukatschewii (Popl.) Roshev.	3
Trisetum molle Kunth	1, 3
Poa arctica R. Br.	1, 3
P. glauca Vahl	5
P. malacantha Kom.	1
P. pratensis L.	1
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	5
Festuca altaica Trin.	1, 3
F. auriculata Drob.	1
F. brachyphylla Schult. et Schult. fil.	2, 3
F. cryophila V. Krecz. et Bobr.	2
F. hyperborea Holmen	1
F. rubra L.	3
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	2, 3, 5
Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey.	3
E. medium Anderss.	1—3
E. russeolum Fries	3
E. scheuchzeri Hoppe	3
E. triste (Th. Fries) Hadač et A. Löve	1, 3, 5
E. vaginatum L.	1—3, 5
Carex quasivaginata Clarke	3
C. angarae Steud.	3
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	2, 3
C. lugens H. T. Holm	1—3, 5
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	1, 3, 5
C. podocarpa R. Br.	3
C. rhynchophysa C. A. Mey.	5
C. rostrata Stokes	5
C. rotundata Wahlenb.	5
C. scirpoidea Michx.	2, 3
C. saxatilis L.	2—4
C. stans Drej.	1—3, 5
Juncus biglumis L.	1, 3
J. castaneus Smith	5
J. leucochlamys Zing. ex V. Krecz.	3
Luzula beringensis Tolm.	3
L. confusa Lindenb.	1, 3, 5

Вид	Пункты сбора
L. multiflora (Retz.) Lej. s. l.	1, 3
L. nivalis (Laest.) Spreng.	3, 4
L. parviflora (Ehrh.) Desv.	4
L. rufescens Fisch. ex E. Mey.	1
Tofieldia coccinea Richards.	1
T. pusilla (Michx.) Pers.	1, 3, 4
Veratrum oxysepalum Turcz.	1, 5
Allium schoenoprasum L.	1
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	3, 4
Corallorhiza trifida Chatel.	3
Populus suaveolens Fisch.	1, 3
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.	1, 3
Salix alaxensis Cov.	3
S. anadyrensis Flod.	1, 3
S. fuscescens Anderss.	1
S. hastata L.	2, 3
S. krylovii E. Wolf	1, 3
S. phlebophylla Anderss.	1, 3
S. pulchra Cham.	1, 3
S. reticulata L.	2
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	2, 3
S. schwerinii E. Wolf	1
S. sphenophylla A. Skvorts.	3
S. tschuktschorum A. Skvorts.	1, 3
S. udensis Trautv. et Mey.	3
Betula exilis Sukacz.	1—5
B. middendorffii Trautv. et C. A. Mey.	1, 3
Duschekia kamtschatica (Regel.) Pouzar	3, 5
Koenigia islandica L.	3
Rumex arcticus Trautv.	1, 3
Oxyria digyna (L.) Hill	1, 3
Polygonum ellipticum Willd. ex Spreng.	1, 3, 5
P. laxmannii Lepech.	3
P. tripterocarpum A. Gray	1—3, 5
P. viviparum L.	1, 3, 5
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	1, 3, 5
C. arctica Adams	4
Stellaria ciliatosepala Trautv.	1, 3
S. fischerana Ser.	3
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.	1, 3
C. jenisejense Hult.	3, 5
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.	1, 3
M. biflora (L.) Schinz et Thell.	2,3
M. elegans (Cham. et Schlecht.) Schischk.	1
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	1, 3, 5
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	1, 3
Arenaria capillaris Poir.	1, 3
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	1, 3
Wilhelmsia physodes (DC.) MacNeill	1—3
Silene stenophylla Ledeb.	1, 2, 5
Lychnis affinis J. Vahl ex Fries	1
L. apetala L.	3, 5
Dianthus repens Willd.	2
Caltha arctica R. Br.	1, 3, 5
Trollius membranostylis Hult.	2, 5
Delphinium maydellianum Trautv.	1, 4
Aconitum delphinifolium DC. s.l.	1—3, 5
Anemone richardsonii Hook.	1—3
A. sibirica L.	1, 3
Pulsatilla davurica (Fisch ex DC.) Spreng.	1, 5
P. multifida (G. Pritz.) Juz.	1—3

Вид	Пункты сбора
Ranunculus gmelinii DC.	1, 5
R. nivalis L.	1, 3, 5
R. nivalis L.×*R. sulphureus* C. J. Phipps	3
R. pygmaeus Wahlenb.	3, 5
R. turneri Greene	1
Thalictrum alpinum L.	3
Papaver paucistaminum Tolm. et Petrovsky	3, 4
Dicentra peregrina (J. Rudolph) Makino	1, 3
Corydalis arctica M. Pop.	1, 3, 4
Cardamine bellidifolia L.	1, 3, 4
C. hyperborea O. E. Schulz	3, 4
C. pratensis L. s. l.	3, 5
Barbarea orthoceras Ledeb.	3
Draba hirta L.	1—4
D. juvenilis Kom.	3, 4
D. nivalis Liljebl.	3, 5
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz	2
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.	2, 3
Cardaminopsis petraea (L.) Hiit s. l.	3
Ermania parryoides (Cham.) Botsch.	3, 4
Parrya nudicaulis (L.) Regel	1, 3, 5
Sedum cyaneum J. Rudolph	4, 5
Rhodiola rosea L.	1, 3
Saxifraga cernua L.	1—3
S. cherlerioides D. Don	3
S. eschscholtzii Sternb.	3
S. foliolosa R. Br.	1, 3, 5
S. firma Litv. ex Losinsk.	3
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	1, 3
S. hirculus L.	3
S. nelsoniana D. Don	1, 3
S. nivalis L.	1—3
S. omolojensis Khokhr.	1, 3, 4
S. redowskyana Sternb.	3
S. rivularis L. s. l. (*S. hyperborea* R. Br.)	3
S. serpyllifolia Pursh	1
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	3, 5
Chrysosplenium alternifolium L.	1
C. tetrandrum (Lund) Th. Fries	3
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.	2, 3, 5
P. palustris L.	3
Ribes triste Pall.	1, 3
Spiraea stevenii (Schneid.) Rydb.	3
Aruncus kamtschaticus (Maxim.) Rydb.	4
Rubus arcticus L.	1, 3
R. chamaemorus L.	2, 3, 5
Comarum palustre L.	5
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz.	2
P. elegans Cham. et Schlecht.	3
P. gelida C. A. Mey.	1, 5
P. nivea L.	2, 3, 5
P. stipularis L.	1, 2, 5
P. uniflora Ledeb.	3, 5
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz	1, 3
Sieversia pusilla (Gaertn.) Hult.	3
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	3, 4
Dryas punctata Juz.	1, 3, 4
Sanguisorba officinlais L.	1, 2
Rosa acicularis Lindl.	1, 3
Astragalus alpinus L. s. l.	2, 3
A. frigidus (L.) A. Gray	3

Вид	Пункты сбора
A. tugarinovii Basil.	1—3
Oxytropis dorogostajskyi Kuzen.	3
O. maydelliana Trautv.	4
O. middendorffii Trautv.	3
O. czukotica Jurtz.	1, 3
O. vassilczenkoi Jurtz.	3
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz. et Thell.	1—5
Empetrum nigrum L. s. l.	1—5
Viola epipsiloides A. et D. Löve (*V. repens* Turcz. ex Trautv. et Mey. non Schwein.)	1—3
Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem.	4, 5
E. palustre L.	1, 5
Chamerion angustifolium (L.) Holub	2, 3
C. latifolium (L.) Holub	1, 3, 5
Hippuris vulgaris L.	1, 5
Bupleurum triradiatum Adams ex Hoffm.	1, 3, 5
Pyrola incarnata (DC.) Freyn	1, 3
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	3, 5
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	1—5
L. palustre L.	1, 3
Rhododendron aureum Georgi	1, 3, 5
R. parvifolium Adams	1, 3, 4
Cassiope ericoides (Pall.) D. Don	1—3, 5
C. tetragona (L.) D. Don	3, 4
Andromeda polifolia L.	1, 3
Arctous alpina (L.) Niedenzu	1, 3
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	3
Vaccinium uliginosum L.	1—5
V. vitis-idaea L.	1—5
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	1, 5
Androsace septentrionalis L.	2
A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.	1, 3, 4
Gentiana algida Pall.	3
G. glauca Pall.	1, 3
G. tenella Rottb.	2, 3
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	1, 3
Myosotis asiatica (Vestergen) Schischk. et Serg.	5
Mertensia kamczatica (Turcz.) DC.	3, 5
Eritrichium aretioides (Cham.) DC.	1, 4
E. villosum (Ledeb.) Bunge	1, 3, 5
Dracocephalum palmatum Steph.	1—4
Lagotis minor (Willd.) Standl.	1, 3
Pedicularis adamsii Hult.	1, 2
P. amoena Adams ex Stev.	1—3
P. capitata Adams	1, 2
P. labradorica Wirsing	1
P. langsdorffii Fisch. ex Stev.	1
P. lapponica L.	1, 3
P. oederi Vahl	1, 3
P. sceptrum-carolinum L.	3, 5
Pediculuris sp.	5
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	1, 3, 5
Pinguicula variegata Turcz.	1
Galium boreale L. s. l.	1—3
Linnaea borealis L.	3
Valeriana capitata Pall. ex Link	1—5
Erigeron humilis J. Graham	1, 3, 5
E. tilingii Worosch.	3, 5
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	1, 3
A. friesiana (Trautv.) Ekman	1, 3, 4

Вид	Пункты сбора
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	2
Artemisia arctica Less.	1—3
A. borealis Pall.	1—3
A. furcata Bieb.	1, 3
A. kruhsiana Bess.	3
A. lagopus Fisch. ex Bess.	3
A. tilesii Ledeb.	2
Nardosmia frigida (L.) Hook.	1, 5
N. glacialis Ledeb.	1, 3
N. gmelinii Turcz. ex DC.	3
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	1, 3
A. iljinii (Maguire) Iljin	1, 5
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	1, 3, 5
S. frigidus (Richards.) Less.	1, 3
S. resedifolius Less.	1, 3
S. subfrigidus Kom.	3, 5
S. tundricola Tolm.	1, 3, 5
Saussurea pseudoangustifolia Lipsch.	3
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb.	1, 3
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst.	3, 4
T. ceratophorum (Ledeb.) DC.	3
T. chamissonis Greene	3
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	1, 3

ЛИТЕРАТУРА

Полежаев А. Н., Хохряков А. П., Беркутенко А. Н. (1979). К флоре верховий реки Анадырь. Бот. ж., 64, 11. — Харкевич С. С., Буч Т. Г. (1976). Сосудистые растения северной Корякии. Бот. ж., 61, 8. — Хохряков А. П. (1978). К флоре бассейна среднего течения р. Омолон. В кн.: Флора и растительность Чукотки. Владивосток.

Магаданский зональный НИИСХ Северо-Востока,
Институт биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 23 XI 1979.

УДК 582 : 582.738

А. А. Сагателян

О *COLUTEA KOMAROVII (FABACEAE)*

A. SAGHATHELJAN. ON THE *COLUTEA KOMAROVII (FABACEAE)*

Впервые собран вид *Colutea komarovii* в цветущем состоянии. Приводится его дополненное описание.

Colutea komarovii — наименее изученный в систематическом отношении вид пузырника. А. Л. Тахтаджян (1940) описал его по сборам 1929 г. А. Б. Шелковникова и Е. Кара-Мурзы с горы Сагал близ г. Ордубада. Сбор произведен во время плодоношения, поэтому в первоописании вида отсутствуют важные характеристики цветка. До последнего времени он никем не собирался и был включен в «Красную книгу» (1975), как, вероятно, исчезнувший. В 1979 г. это растение было найдено автором в окрестностях с. Кетам Ордубадского р-на Нахичеванской АССР, но, как и в первый раз, только с плодами. В апреле 1980 г. мы повторили сбор в период цветения вида. Гербарные образцы хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Ботаническом институте АН АрмССР (ERE). Ниже приводится дополненное описание вида.

Colutea komarovii Takht. emend. Saghatheljan — сильно ветвистый кустарник, 0.5—1 м выс. Веточки жесткие, на верхушке колючковидные, молодые — желтоватые, прижато-беловолосистые; одногодичные ветви с тонкими длинными белыми отслаивающимися волокнами, старые — голые желтовато- или красновато-бурые. Прилистники округлые, до 2 мм дл., бело-мохнатые. Листья до 2 см дл., собраны пучками из-за сильно укороченных междоузлий, 1—3-парные; ось листа густо-беловолосистая, остающаяся после опадания листочков. Листочки листьев округло-овальные, толстоватые, морщинистые, 2—5 мм дл., 1—4 мм шир., с ясно заметной главной жилкой, сверху с редкими рассеянными волосками, снизу прижато-белоопушенные, иногда с заметными сосочкообразными выростами; верхний непарный листочек несколько крупнее парных. Кисть (1)—2—(3)-цветковая. Цветонос короче или равен прилежащему листу, беловолосистый. Цветоножка вдвое короче чашечки, также опушенная. Прицветники 1 мм дл., продолговато-ланцетные, почти пленчатые, опушенные. Чашечка колокольчатая, 5 мм дл., беловолосистая, с примесью редких черных волосков, встречающихся и на цветоножке; верхние зубцы чашечки треугольно-шиловидные, втрое короче ее трубки, нижние — шиловидные, чуть короче или равны трубке, изнутри густо-белопушистые; выемки между зубцами чашечки острые. Венчик 11 мм дл. Лодочка широкосерповидная, 4 мм шир., на верхушке тупая или округлая, без клюва, с явными ушками в основании; ноготок ее в 1.5 раза длиннее чашечки; пластинка лодочки вишнево-коричневая, более интенсивно окрашенная на верхушке. Флаг широко-округлый, 12 мм шир., 10—11 мм дл., вишнево-коричневый, с темными жилками; в основании флага два сливающихся желтых пятна. Крылья короче лодочки, серповидно-линейные, без шпоры, с явным ушком в основании, на верхушке округлые, чуть бледнее лодочки. Завязь почти голая, на ножке, которая вдвое короче чашечки; семязачатков несколько. Столбик под рыльцем вдоль брюшного шва бородатый, рыльце волосистое. Плодоножка вдвое длиннее чашечки. Боб овальный, голый, слегка заостренный на верхушке, 15—25 мм дл., 10—15 мм шир., раскрывающийся на верхушке. Семена почковидные, 4 мм дл., ямчато-морщинистые, темно-коричневые, в числе 1—6.

Тип: Нахичеванская АССР, г. Ордубад, гора Сагал, 24 VI 1929, А. Шелковников и Е. Кара-Мурзы (LE).

Исследованные образцы: Нахичеванская АССР, Ордубадский р-н, окрестности с. Кётам, 700 м над ур. м., 9 VI 1979, А. Сагателян; там же, 15 IV 1980, Е. В. Мордак, А. А. Сагателян.

Родство. *C. komarovii* близок к североиранскому виду *C. porphyrogramma* Rech. fil., который отличается от нашего голыми сверху листочками листьев, одноцветковой кистью, изогнутыми зубцами чашечки, наличием клюва на лодочке, острыми на верхушке крыльями венчика и наличием темно-пурпурных жилок на бобах. Не менее близок к *C. komarovii* западнопакистанский вид *C. armata* Hemsl. et Lace, который отличается от *C. komarovii* присутствием клюва на лодочке, опушенной завязью, очень короткой плодоножкой, опушенными бобами, более мелкими и в большем числе семенами.

Мы присоединяемся к точке зрения K. Browicz (1963, 1967), который включает *C. komarovii* в олиготипную секцию *Armata* Browicz с дизъюнктивным ареалом, каждый из 4 видов которой локально-эндемичен. Помимо 3 вышеназванных видов к этой секции относится эндемик провинции Гилян (Северный Иран) *C. uniflora* G. Beck.

ЛИТЕРАТУРА

Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1940). Некоторые новые и менее известные растения, собранные на Кавказе. Зам. сист. геогр. раст. Тбилиси, 9. — Browicz K. (1963). The genus *Coluteae* L. Monogr. Bot., 14., Warszawa. — Browicz K. (1967). A supplement to the monograph of the genus *Colutea* L. Arbor. Kornickie, 12. Warszawa.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 VI 1980.

УДК 582.675 : 576.312.32/.38

Л. Н. Шрагер, Л. А. Малахова

АНАЛИЗ КАРИОТИПОВ *ADONIS VERNALIS* И *CLEMATIS INTEGRIFOLIA (RANUNCULACEAE)*

L. N. SCHRAGER, L. A. MALAKHOVA. AN ANALYSIS OF CARYOTYPES IN *ADONIS VERNALIS* AND *CLEMATIS INTEGRIFOLIA* (*RANUNCULACEAE*)

Дан подробный анализ кариотипов двух представителей сем. *Ranunculaceae*: *Adonis vernalis* и *Clematis integrifolia*, произрастающих на территории Западной Сибири. Приводится сравнительная характеристика кариотипа *C. integrifolia* с другими видами рода *Clematis*.

Приводятся число и подробная характеристика кариотипов двух представителей сем. *Ranunculaceae*: *Adonis vernalis* L. и *Clematis integrifolia* L. *A. vernalis* собран в Кемеровской обл., в окрестностях ст. Дуброво, где он произрастает на открытых остепненных участках. *C. integrifolia* собран на территории Восточно-Казахстанской обл., в окрестностях пос. Столбоуха, в зарослях кустарника на правом берегу р. Хамир. Для кариологического анализа использовали молодые корни цветущих растений. Каждый сбор сопровождался гербаризацией. Гербарные образцы определены и хранятся в гербарии лаборатории цитологии и генетики Научно-исследовательского института биологии и биофизики при Томском государственном университете. Окраску и приготовление препаратов проводили по ранее описанной методике (Шрагер, Малахова, 1978). Для анализа кариотипов был применен метод поликариограмм, для чего у каждой хромосомы определяли абсолютную длину (L^a), относительную длину (L^r) и центромерный индекс (I^c). Подбор метафазных пластинок для поликариограмм проводили по суммарной длине диплоидного набора.

Из 16 видов рода *Adonis* для 8 определены хромосомные числа и у 6 изучена морфология хромосом (Kurita, 1955, 1957, 1963; Шлангена, 1974; Шрагер, Малахова, 1978 и др.). Несмотря на то, что *A. vernalis* хорошо известен как ценное лекарственное растение, кариологически он практически не исследован, хотя удобен для изучения: он имеет 16 крупных, хорошо идентифицируемых хромосом (рис. 1, *а*). Длина диплоидного набора хромосом колеблется от 90 до 120 мкм. Кариотип довольно однообразен по типу хромосом и содержит преимущественно мета- и субметацентрики, но на поликариограмме каждая пара гомологов хорошо выделяется как по длине, так и по центромерному индексу (рис. 1, *б*, *в*). I и II пары хромосом не различаются по относительной длине (6.6%), но относятся к разным группам хромосом: I пара — самые равноплечие хромосомы в кариотипе с $I^c=50\%$, II пара относится к группе субметацентриков с $I^c=40\%$. III пара — наиболее крупные хромосомы в кариотипе с $L^r=7.4$ и $I^c=45\%$. IV пара имеет $L^r=5.9, I^c=45\%$; V — $L^r=6.7$, $I^c=32\%$. VI и VII пары имеют одинаковую относительную длину ($L^r=5.6\%$), но различаются по центромерному индексу — 28 и 34% соответственно. VIII пара — маленькие акроцентрические хромосомы ($L^r=5.2\%$, $I^c=21\%$). VII и VIII пары всегда несут небольшие округлые спутники.

Род *Clematis* в кариологическом отношении изучен довольно полно («Хромосомные числа цветковых растений», 1969). На территории СССР произрастают 19 видов ломоноса (Крашенинников, 1937), из них числа хромосом определены только у 4 видов (Соколовская, 1966).

У изученного нами вида *C. integrifolia* $2n=16$, что подтверждается предыдущими исследованиями («Хромосомные числа цветковых растений», 1969). Хромосомы крупные, морфологически четко дифференцированные (рис. 2, *а*). Их абсолютные длины в пределах хромосомного набора коле-

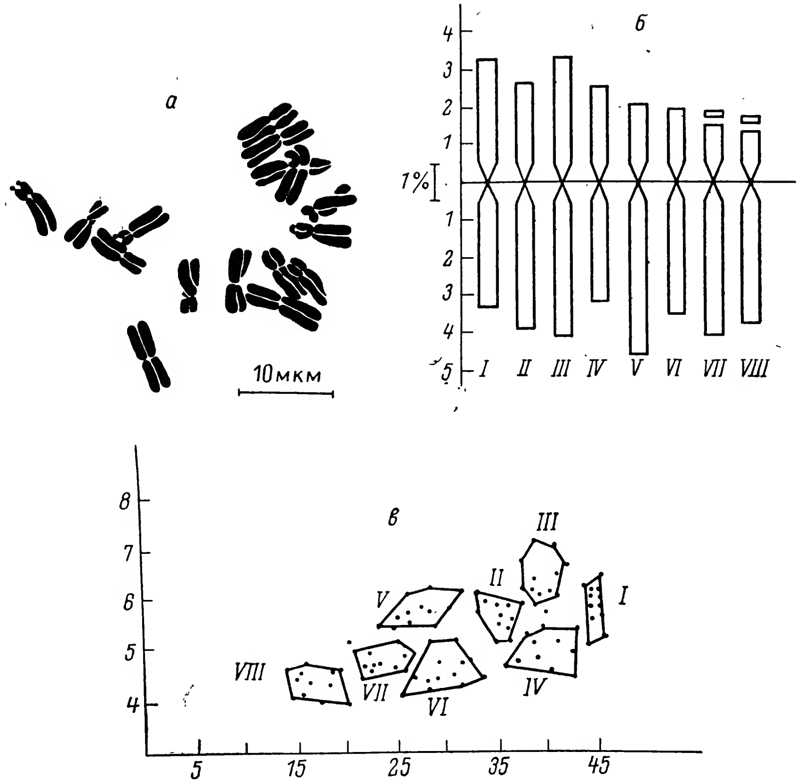


Рис. 1. Метафазная пластинка (*а*), идиограмма (*б*) и поликариограмма (*в*) *Adonis vernalis*, 2n=16.

Здесь и на рис. 2: *б* — *по оси ординат* — относительная длина хромосом, %; *I—VIII* — номера хромосомных пар. *в* — *по оси абсцисс* — центромерный индекс, %; *по оси ординат* — относительная длина хромосом, %.

блются от 4.5 до 11.5 мкм. Общая длина диплоидного набора варьирует от 109 до 134 мкм.

В кариотипе *C. integrifolia* хромосомы делятся на две группы (рис. 2, *б*, *в*). К первой группе относятся метацентрические и субметацентрические хромосомы (I—V пары). Их относительные параметры варьируют от 6.0 до 8.6% по длине и от 35 до 50% по центромерному индексу. Однако в пределах данной группы различия между отдельными гомологами столь незначительны, что достоверно идентифицировать каждую пару не представляется возможным. Визуальная идентификация гомологов также затруднительна. Остальные три пары гомологов (VI—VIII пары) относятся ко второй группе неравноплечих хромосом, четко различающихся по центромерному индексу. В их состав входит одна пара субакроцентрических хромосом (VI пара с I^c=21.5%) и две пары акроцентрических хромосом (VII—I^c=10.5, VIII — I^c=5.5%), слабо различающихся между собой по относительной длине (L^r=4.0—5.8%). Для VI пары характерен четко выраженный визуально и на поликариограмме гетероморфизм гомологов, заключающийся в неодинаковой длине коротких плеч хромосом (для одного гомолога I^c=24.5, для другого I^c=19%). VII и VIII пары хромосом имеют небольшие, но хорошо видимые на всех метафазных пластинках спутники, прикрепленные к короткому плечу.

M. Kurita (1956) все хромосомы изученных им пяти видов *Clematis* делит на метацентрические и субтелоцентрические. К метацентрическим он относит пять пар наиболее крупных хромосом в наборе (А-хромосомы), что соответствует I—V хромосомным парам *C. integrifolia*. К группе В он относит одну пару субтелоцентрических хромосом с наиболее удлиненным коротким плечом (VI пара хромосом *C. integrifolia*). Две другие пары

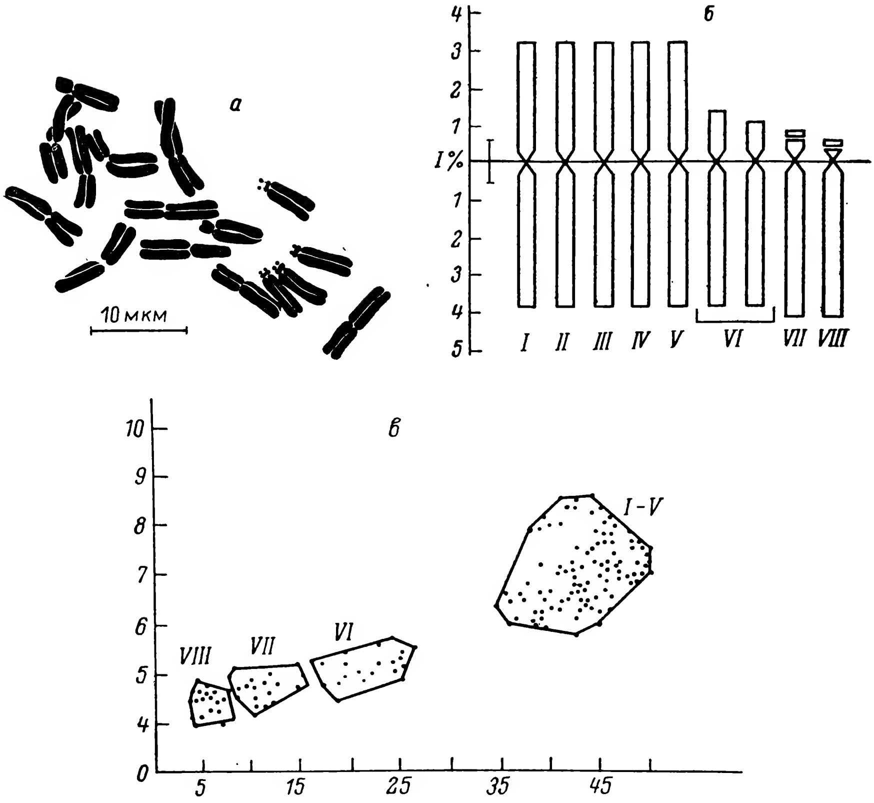


Рис. 2. Метафазная пластинка (*а*), идиограмма (*б*) и поликариограмма (*в*) *Clematis integrifolia*, 2n=16.

морфологически идентичных субтелоцентрических хромосом составляют группу С (VII и VIII пары хромосом *C. integrifolia*). По данным M. Kurita, из пяти изученных видов *Clematis* три вида имеют одну пару спутничных хромосом, один вид — две пары спутничных хромосом и один вид имеет три спутничные хромосомы в наборе. Все спутничные хромосомы относятся к группе С.

Таким образом, сравнивая хромосомные наборы различных видов ломоноса, можно заключить,что структура кариотипа данного рода отличается большим однообразием. Вероятно, основные различия видовых кариотипов заключаются в морфологии акроцентрических хромосом и количестве спутничных хромосом в наборе.

ЛИТЕРАТУРА

Крашенинников И. М. (1937). Род *Clematis* L. В кн.: Флора СССР, 7. — Соколовская А. П. (1966). Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1, 3. — Шлангена З. Е. (1974). Кариологическое исследование *Adonis sibirica* Patr. (сем. *Ranunculaceae*). Изв. АН ЛатвССР, 1 (318). — Шрагер Л. Н., Малахова Л. А. (1978). Анализ кариотипов двух видов сем. *Ranunculaceae*. Бот. ж., 64, 5. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Kurita M. (1955). Cytological studies in *Ranunculaceae*. IV. The karyotype analysis in *Actaea* and some other genera. Japan. J. Gen., 30, 3. — Kurita M. (1956). Cytological studies in *Ranunculaceae*. X. Further notes on the karyotype of *Anemone*, *Cimicifuga* and *Clematis*. Bot. Mag. (Tokyo), 69, 815. — Kurita M. (1957). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. VI. Karyotypes of six genera. Rep. Biol. Inst. Ehime Univ., 3, 9. — Kurita M. (1963). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. XXI. Karyotypes of *Myosurus* and *Adonis*. Met. Ehime Univ., Sect. II, ser. biol., 4, 4.

Томский государственный университет. Получено 29 V 1979.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.251.7

З. И. Ветрова

НОВЫЙ ВИД ИЗ РОДА *STROMBOMONAS (EUGLENOPHYTA)*

Z. I. VETROVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *STROMBOMONAS (EUGLENOPHYTA)*

Приводятся описание, рисунки, сведения о местонахождении и местообитании нового для науки вида *Strombomonas defensus* Vetrova sp. nov., обнаруженного на территории Украины в заповеднике «Каменные Могилы».

В начале лета 1977 г. мы провели экспедицию в Приазовье с целью сбора альгологического материала из различных типов водоемов. Обрабатывая живой материал (планктонные и бентосные пробы), собранный в пруду на р. Каратыш заповедника «Каменные Могилы», мы обратили внимание на довольно частую встречаемость одного интересного вида из рода *Strombomonas* Defl., который по своим признакам явно отличался от описанных до сих пор в литературе. Интересно отметить, что находка этих стромбомонад в заповеднике нами была снова подтверждена в августе 1979 г. при обработке проб, отобранных по нашей просьбе сотрудником Ботанического музея Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР Л. С. Пановой.

Мы считаем, что нашли новый вид рода *Strombomonas* Defl., описание и рисунки которого приводятся ниже.

Strombomonas defensus Vetrova sp. nov. (рис. 1, 2)

Loricae ellipsoideae vel subovoideae lateribus convexis, 26.5—28 mkm longae, 14—16.8 mkm latae, pallide brunneae, parietibus tenuiusculis, minute tuberculatae, antice in pharyngem cylindricum 5.6—7 mkm longum, 4—5 mkm latum margine oblique lacero sensim angustatae, postice rotundatae vel cuneatim subangustatae et in processum rudimentalem acutatae. Monas loricam omnem haud implens, stigmatifera, chloroplastis discoideis numerosis sine pyrenoidis, granulis pyramilonicis ovalibus minutis. Flagellum loricam paulo superans.

Typus. URSS, RSS Ucr., regio Donetzica, distr. Volodarskiensis, reservatum publicum «Kamennyje Mohily» dictum, stagnum ad amniculum Karatysh, plancton, benthus, sub *t*° aquae 15° C, pH 6.0, 1 VI 1977, Z. I. Vetrova. In algotheca Instituti botanicae nomine N. G. Cholodnii Ac. Sci. RSS Ucr. Kioviae conservatur.

A species proxima *S. cucumiformis* (Roll) Popova ornamentacione loricae minute tuberculata, non rugulosa, chloroplastis sine pyrenoidis, flagello breviore differt.

Домики эллипсоидные или слегка обратнояйцевидные с более или менее выпуклыми сторонами, не сжатые в поперечнике, 26.5—28 мкм дл., 14—16.8 мкм шир., светло-бурые, относительно тонкостенные, мелкобугорчатые, спереди плавно суженные в довольно высокое цилиндрическое горлышко 5.6—7 мкм дл., 4—5 мкм шир., с косо разорванным краем, сзади закругленные или немного клиновидно суженные и заостренные

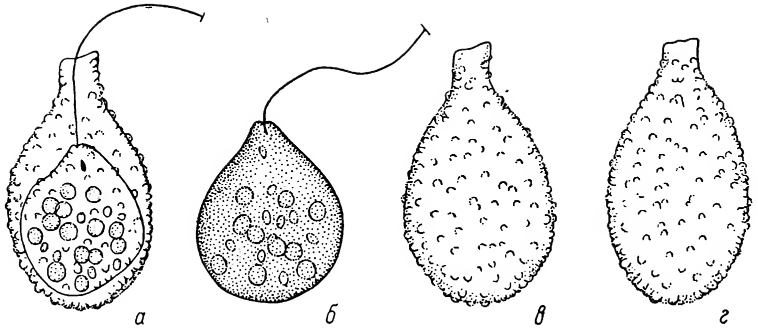


Рис. 1. *Strombomonas defensus* Vetrova sp. nov.

а — домик с монадой; *б* — монада; *в*, *г* — пустые домики.

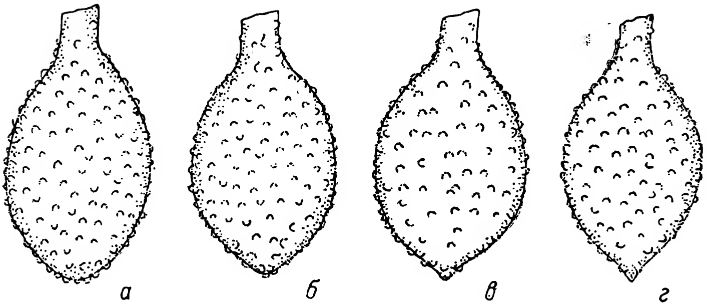


Рис. 2. *Strombomonas defensus* Vetrova sp. nov.

а б — домики, задний конец которых клиновидно сужен; *в*, *г* — домики, задний конец которых заострен и немного вытянут в небольшой зачаточный отросток.

в зачаточный отросток. Монада не заполняет весь домик, с глазком, многочисленными дисковидными хлоропластами без пиреноидов, мелкими овальными зернами парамилона. Жгут немного длиннее домика.

Тип. СССР, УССР, Донецкая обл., Володарский р-н, заповедник «Каменные Могилы», пруд на р. Каратыш, планктон и бентос в зарослях рогоза при температуре воды 15° С, рН 6.0, 1 VI 1977, З. И. Ветрова. Сохраняется в альготеке Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

Описанный вид по форме, орнаментации и размерам домика сходен с *Strombomonas asymmetrica* (Roll) Popova, который был известен из бассейна Днепра (Roll, 1928; Ролл, 1930) под названием *Trachelomonas asymmetrica* Roll, а затем переведен в род *Strombomonas* Defl. (Попова, 1966). Однако наш вид отличается строением монад (хлоропласты без пиреноидов), менее длинным жгутом, а также более широкой вариацией формы заднего конца от почти закругленной (рис. 1, *а*, *в*, *г*), клиновидно суженной (рис. 2, *а*, *б*) до заостренной в небольшой зачаточный отросток (рис. 2, *в*, *г*). По форме домика, наличию клиновидно суженного и заостренного в зачаточный отросток заднего конца новый вид близок к *Strombomonas cucumiformis* (Roll) Popova, который описал Я. В. Ролл (1938) из пойменного водоема Сиверского Донца, но отличается орнаментацией домика (мелкобугорчатая, но не морщинистая), строением монад (хлоропласты без пиреноидов), более коротким жгутом. Можно считать, что *Strombomonas defensus*, *S. cucumiformis* и *S. asymmetrica* представляют собой близкую и естественную группу видов.

ЛИТЕРАТУРА

Попова Т. Г. (1966). Флора споровых растений СССР, VIII. Эвгленовые водоросли, 1. М.; Л., Наука. — Ролл Я. В. (1930). До вивчення фітопланктону середньої течії Дніпра. Тр. Фіз.-мат. відділу, 11, 3. Зб. праць Дніпров. біол. ст., 5. — Ролл Я. В. (1938). Альгологічні нотатки. III. Зб. праць, присвячених пам. акад. О. Ф. Фоміна, Київ. — Roll J. (1928). Algues nouvelles, trouvées dans la plancton de la rivière Dniepre. Ann. Protistol., 1. Paris.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 11 II 1980.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.374.22 (47)

П. З. Босек

EQUISETUM TELMATEIA (EQUISETACEAE) В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

P. Z. BOSSEK. *EQUISETUM TELMATEIA* (*EQUISETACEAE*) IN THE BRYANSK DISTRICT

Сообщается о находке в Брянской обл. хвоща большого *Equisetum telmateia*, являющегося флористической новинкой для средней полосы европейской части СССР. Приведены сведения о его распространении в европейской части Советского Союза и дана характеристика местообитания. Высказывается мнение о реликтовом характере обнаруженного местонахождения и указывается на необходимость его охраны в качестве природного ботанического объекта Брянской обл.

Хвощ большой *Equisetum telmateia* Ehrh. (*E. maximum* Lam., *E. majus* Gars.) — довольно обычный вид в Западной Европе и в Средиземноморской области. За восточной границей ареала сплошного распространения растения, которая приблизительно совпадает с восточными границами ареалов бука, тиса, плюща и т. п., на равнинной части Украины хвощ большой можно обнаружить очень редко. Растет он в затененных местах по берегам горных рек и ручьев, изредка встречается в ольшаниках. Самым излюбленным местом его поселения служат небольшие ключевые болота, особенно вблизи выходов родников.

Первые находки *E. telmateia* в России были отмечены на юго-западе этой территории — в окрестностях г. Сатанова нынешней Хмельницкой обл. Украины (Рогович, 1868), у пос. Студеницы Ушицкого р-на той же области (Шмальгаузен, 1886), в балке правого притока р. Днестра близ станции Корнешты в Молдавской ССР (Пачоский, 1910).

Значительно севернее указанных первых местонахождений (57° 05′ с. ш.), на северо-западе Латвийской ССР хвощ большой обнаружен K. R. Kupffer (1902). Он же сделал попытку наметить восточную границу ареала вида на европейском континенте. За таковую Kupffer предложил считать линию, идущую от впадения р. Абава в р. Вента в Латвии через Польшу к р. Днестру на пункты Сатанов, Студеницы, Корнешты, затем по Румынии к южному берегу Крыма и на Кавказ.

Распространение хвоща большого на территории СССР постепенно уточнялось. Так, уже в 1924 г. для Украины было предложено отнести границу ареала на 300 км к востоку от линии Сатанов — Студеницы на линию Киев — Ржищев (Зеров, Оксіюк, 1924). Затем на Украине растение было найдено еще далее к востоку — на р. Северский Донец в Харьковской обл. (Лавренко, 1924), а потом и в Донецкой обл. («Флора УРСР», 1936, 1 : 117). Стали известны местонахождения растения в Литве, где *E. telmateia* растет в ольшаниках, часть которых предложено взять под государственную охрану («Вопросы охраны ботанических объектов», 1971 : 79).

Для Украинского Полесья и Белоруссии («Флора БССР», 1949, 1; «Определитель растений Белоруссии», 1967) *E. telmateia* не приводится. Однако Н. В. Козловская (1978), не приводя никаких ссылок, включила хвощ большой в список рекомендуемых к охране видов флоры Белоруссии по второй категории.

Что касается территории Средней России, которая традиционно принималась в ранних изданиях книги П. Ф. Маевского «Флора Средней России» и вплоть до последнего издания ее под названием «Флора средней полосы европейской части СССР» (1964), то для этого региона хвощ большой не приводился. Не указывается данный вид для этой территории ни во «Флоре СССР» (1934, 1 : 104), ни во «Флоре европейской части СССР» (1974, 1 : 64). Таким образом, обнаруженное нами в 1977 г. местонахождение *E. telmateia* в Брянской области — не только новость для флоры области, но также и первая флористическая находка вида для средней полосы европейской части СССР.

Брянское местонахождение хвоща большого находится в юго-восточной части области, на землях колхоза им. Ленина Комаричского р-на, в урочище Печное. Под таким названием известна одна из облесенных балок, глубоко прорезавшая высокий правый берег р. Усожи на участке между деревнями Угревище и Мостечня.

Наиболее примечательна балка Печное в своей устьевой части. Склоны ее здесь крутые, левый почти обрывистый, с обнажением известняково-мергелистых пород и выходом глыб песчаника. Из основания левого склона вытекают никогда не замерзающие родники. Застой постоянно изливающейся родниковой воды, а также стоки талых и дождевых вод со склонов и верховья балки вызвали постепенное заболачивание ее устья. Это небольшое родниковое болото, хорошо защищенное высокими склонами балки, по-видимому, очень давно стало местообитанием популяции хвоща большого.

В непосредственной близости к выходам родников *E. telmateia* растет почти чистыми зарослями лишь с единичным вкраплением *Galium palustre* L., *Ranunculus lingua* L., *Myosotis scorpioides* L., *Epilobium palustre* L.[1] В зарослях высота отдельных вегетативных стеблей колеблется от 60 до 100 см и более при диаметре их в нижней части 6—12 мм. В основном ветвление стеблей очень сильное, но длина ветвей и их число на стебле изменчивы.

Кроме хвоща большого, по ключевому болоту растут еще многие гигрофиты — *Carex acuta* L., *C. vesicaria* L., *C. pseudocyperus* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Scirpus sylvaticus* L., *Equisetum fluviatile* L., *Agrostis stolonifera* L. и др. Из-за этих трав ежегодно выкашиваются и заросли хвоща большого. Несмотря на это, отрастание его хорошее, что объясняется чрезвычайно сильным развитием подземных частей растения, состоящих из двух типов корневищ и двух типов корней, которые по массе в несколько раз превышают надземную часть. Корневища хвоща большого несут постоянный значительный запас питательных веществ, содержащийся преимущественно в многочисленных клубеньках. Запас питательных веществ обеспечивает прекрасное вегетативное размножение и общую жизнестойкость растения. Такая биологическая особенность хвоща большого в сочетании со способностью поселяться в тех местах, где другие виды временно жить не могут (обилие или недостаток влаги, засоление или высокая кислотность почв и др.), служат объяснением очень стойкого участия его в растительных группировках. Поселившись на той или иной территории, он весьма успешно противостоит резким изменениям среды (засуха, затопление, лесные пожары и т. п.).

Именно поэтому загадочной кажется большая редкость местонахождений хвоща большого на юго-западе и западе европейской части СССР. Описывая находку 1921 г. *E. telmateia* на ключевых болотах под Киевом и Ржищевым, Зеров и Оксіюк (1924) отметили, что подобные экотопы в долине Днепра и других местах Украины встречаются часто и поэтому можно ожидать новых находок растения как по долине Днепра, так и по всему правобережью Украины. С тех пор прошло почти 50 лет, флора Украины стала хорошо изученной, однако число известных местонахождений *E. telmateia* не возросло, а скорее уменьшилось вследствие антропогенных воздействий. В равнинной части Украины вид является настолько редким, что он рекомендован здесь для государственной охраны по второй категории (Чопик, 1978).

---

[1] Названия растений приведены по «Флоре СССР» и «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова.

Некоторые известные местонахождения *E. telmateia* на Украине оцениваются как реликтовые (Вульф, 1944 : 425). Нам представляется, что таковым следует считать и местонахождение хвоща большого в Брянской обл. Подтверждением этому служат геологическое прошлое места находки, своеобразие экотопа и сопутствующих видов растений.

Детальная геологическая карта четвертичных отложений Комаричского р-на Брянской обл. показывает, что урочище Печное находится за пределами южной границы максимального Днепровского оледенения. Это означает, что здесь, вероятно, могли оставаться очаги некоторых представителей флоры доледникового времени, и после отступания ледника началось более раннее развитие растительного покрова. В это время (в позднем плейстоцене и раннем голоцене) происходило особенно интенсивное расселение на равнинах Европы среднеевропейских горных видов. В атлантический период послеледникового времени на западе территории СССР широкое распространение имели лиственные леса западноевропейского типа из бука, граба, дуба и других пород с комплексом неморальных видов в травянистом ярусе. Как растение лесов горных склонов и долин на равнины пришел, очевидно, и хвощ большой.

Косвенным потверждением такого вывода служит обилие неморальных реликтов в Брянской обл. Здесь известны целые кварталы грабовых дубрав, растут кустарники *Euonymus europaea* L., *Genista germanica* L., *Lembotropis nigricans* (L.) Griseb.; встречаются многие виды травянистого покрова — *Allium ursinum* L., *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte, *Cruciata glabra* (L.) Ehrend., *Carex caryophyllea* Latourr., *Dentaria bulbifera* L., *Festuca altissima* All., *Hepatica nobilis* Mill., *Lunaria rediviva* L. и многие другие.

Позднее, с возрастанием континентальности климата, ареалы распространившихся в атлантический период теплолюбивых и влаголюбивых видов были разорваны и сильно сокращены. Эти растения смогли сохраниться в местах с рассеченным рельефом, чаще всего небольшими участками, только в наиболее благоприятных для каждого вида экотопах (Гроссет, 1933). Очевидно, одним из таких участков хвоща большого и является его местонахождение в Брянской обл. Суженная наподобие неглубокого каньона балка Печное и ее покрытые лесами склоны смягчают климатические колебания. Устойчивый водный режим почвы вследствие регулярной деятельности родников, как и пополнение запасов питательных веществ талыми водами обеспечивали стабильность основных экологических факторов для развития хвоща большого в балке Печное, по-видимому, на протяжении всего голоцена.

Прилегающие к балке Печное участки коренного берега р. Усожи характеризуются на редкость разнообразным составом флоры. В таком сочетании, как здесь, например, нигде в другом месте области нельзя увидеть сразу так много лугово-степных и степных видов: *Anemone sylvestris* L., *Anthericum ramosum* L., *Anthyllis macrocephala* Wend., *Aster amellus* L., *Asperula tinctoria* L., *Avenochloa pubescens* (Huds.) Holub, *Carduus thoermeri* Weinm., *Galatella linosyris* (L.) Reichenb., *Iris aphylla* L., *Linum flavum* L., *Nepeta pannonica* L., *Peucedanum lubimenkoanum* Kotov, *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Phlomis tuberosa* L., *Salvia pratensis* L., *Prunella grandiflora* (L.) Scholl., *Scorzonera purpurea* L., *Stachys recta* L., *Stipa pennata* L., *Veratrum nigrum* L., *Veronica paniculata* L. и многие другие.

Последовавший за атлантическим периодом голоцена ксеротермический (суббореальный) период в средней полосе европейской части СССР характеризуется сменой широколиственных лесов на лесостепи и степи. Широкое земледельческое освоение последних в нашей зоне привело к тому, что степная растительность здесь сохранилась только на не пригодных к распашке землях, ставших своеобразными убежищами, или рефугиумами, наиболее выносливых представителей степной флоры. Нам представляется, что урочище Печное и прилегающие к нему участки коренного берега р. Усожи — убежища, богатые степными видами.

Таким образом, пока первое для Брянской обл. и всей средней полосы европейской части СССР местонахождение *E. telmateia* интересно не только для уточнения ареала этого вида. Большое число встреченных здесь степных видов делает это место интересным ботаническим объектом, важным в изучении состава и истории формирования флоры области. Как природный ботанический объект урочище Печное несомненно заслуживает специальной охраны.

Сборы хвоща большого и других видов из балки Печное переданы в Гербарий Ботанического института имени В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград).

За проверку гербария и советы автор глубоко благодарит Н. Н. Цвелева.

ЛИТЕРАТУРА

Биркмане К. Я., Табака Л. В. (1974). Охраняемые виды растений Латвийской ССР. Рига, Зинатне. — Босек П. З. (1975). Растения Брянской области. Приок. кн. изд. — Вопросы охраны ботанических объектов. (1971). Л., Наука. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. М.; Л., Изд. АН СССР. — Гроссет Г. Э. (1933). Некоторые соображения относительно генезиса растительности и почв лесостепи Восточной Европы. Землеведение, 35, 4. — Зеров Д., Оксіюк Г. (1924). Нові знахідки *Equisetum maximum* Lam. на Україні. Укр. бот. ж., 2. — Козловская Н. В. (1978). Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны. Минск, Наука и техника. — Лавренко Е. М. (1924). Нахождение *Equisetum maximum* Lam. в Харьковской губернии. Вісн. Київск. бот. саду., 1. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской СССР. 9-е изд., Л., Колос. — Определитель растений Белоруссии. (1967). Минск, Вышэйшая школа. — Пачоский И. К. (1910). Основные черты развития флоры юго-западной России. Зап. Новоросс. общ. естествоиспыт., прилож. к 34 т. Херсон. — Роговим А. С. (1868). Обозрение семенных и высших споровых растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Волынской, Подольской, Киевской, Черниговской и Полтавской. Киев. — Чопик В. И. (1978). Редкие и исчезающие растения Украины. Справочник. Киев. Наукова думка. — Шмальгаузен И. Ф. (1886). Флора юго-западной России. Киев. — Флора БССР. (1949). 1. М., Сельхозгиз. — Флора европейской части СССР. (1974). 1. Л., Наука. — Флора СССР. (1934). 1. Л., Изд. АН СССР. — Флора УРСР. (1936). 1. Киев, Наукова думка. — Kupffer K. R. (1902). Verbreitung des Riesen — Schachtelhalmes in der alten Welt. Тр. Бот. сада Юрьев. унив., 3, 3. — Meusel H., Jäger E., Weinert E. (1965). Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena.

Совхоз-техникум,
п/о Кокино Брянской обл.

Получено 20 XI 1979.

УДК 581.9 (235.34)

М. М. Иванова

НАХОДКИ ВО ФЛОРЕ БАЙКАЛО-ПАТОМСКОГО НАГОРЬЯ

M. M. IVANOVA. THE FINDINGS IN THE FLORA OF BAIKALO-PATOMSKOYE HIGHLAND

Приводятся данные о распространении на территории Байкало-Патомского нагорья 40 видов растений, редких в Центральной Сибири или мало известных к северо-востоку от Байкала.

В течение двух полевых сезонов 1977 и 1978 гг. мы проводили обследование флоры Мамско-Чуйского и Бодайбинского р-нов Иркутской обл.

Большая часть территории этих районов относится к Байкало-Патомскому нагорью — обширной среднегорной стране, лежащей к северу от высокогорных хребтов: Верхнеангарского, Делюн-Уранского и Удокана; меньшая — низкогорная и равнинная — прилегает к долине р. Лены.

Мы уже сообщали о некоторых новых видах из Мамско-Чуйского р-на (Иванова, 1959). В настоящей статье мы приводим находки редких растений преимущественно из восточной части Байкало-Патомского нагорья, принадлежащей Бодайбинскому р-ну Иркутской обл.

Обследованная территория относится к Центральной Сибири, включающей Иркутскую и Читинскую области и Бурятскую АССР. Видовой состав высших растений этой территории отражает двухтомная сводка «Флора Центральной Сибири» (Бусик и др., 1979). Этим источником мы воспользовались для выявления особенностей распространения наших растений на территории Прибайкалья и Забайкалья. В ряде случаев пришлось обратиться непосредственно к коллекциям Гербария имени М. Г. Попова, послужившего основой для написания упомянутой выше «Флоры» (хранится в г. Новосибирске, Центральный сибирский ботанический сад). Сведения о распространении интересующих нас растений на территории соседней Якутии мы заимствовали из «Определителя высших растений Якутии» (1974).[1]

В работе принимали участие сотрудники Всесоюзного научно-исследовательского института охраны природы и заповедного дела Министерства сельского хозяйства СССР Л. С. Белоусова и З. Е. Старовойтова. Белоусова сделала ряд находок растений из окрестностей г. Бодайбо. Большую помощь при сборе и сушке гербария оказали студенты Иркутского государственного университета имени А. А. Жданова В. И. Зуев (в 1977 г.) и Г. Г. Москвитина (в 1978 г.), а также студенты Иркутского пушно-мехового техникума А. С. Соловьев (в 1977 г.), С. Г. Юринский и А. М. Алсаев (в 1978 г.). При участии жителя г. Бодайбо В. В. Головкина собран ряд новых водных растений. Благодаря его любезному содействию отряд посетил несколько старичных озер в долине р. Витим.

При цитировании этикеток мы приводим названия районов (Мамско-Чуйский или Бодайбинский) и годы сборов (1977 и 1978) только в тех случаях, когда гербарные образцы имеются из обоих районов. Если название района и год опущены, значит имеется в виду Бодайбинский р-н, год сбора — 1978. Для образцов, любезно переданных нам другими коллекторами, их фамилии и даты сборов приводятся полностью.

1. *Thelypteris palustris* Schott. Приводился нами для окрестностей пос. Мама (Иванова, 1979). Обнаружено еще одно местонахождение на р. Витим.

Оз. Коршуниха в 70 км от г. Бодайбо вверх по течению р. Витим, в воде на топком берегу озера.

2. *Botrychium boreale* Milde. В Центральной Сибири известен с южного побережья оз. Байкал, Южно-Муйского и Баргузинского хребтов Станового нагорья, а также из района истоков р. Кумыл на юге Забайкалья.

Левобережье р. Витим в 28 км от г. Бодайбо вверх по течению, устье протоки Кишка, разнотравно-злаковый луг на песчаной речной террасе, 6 VII 1978, Л. Белоусова; там же, правый берег р. Витим в 30 км от г. Бодайбо, на злаково-разнотравном лугу, около сосны.

3. *B. multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr. ssp. *robustum* (Rupr.) Clausen. Новая находка дополняет сведения о распространении этого вида у северо-восточной границы ареала.

Сел. Артемовск, 29 IX 1978, С. Шульгин.

4. *Lycopodium juniperoidaeum* Sw. Находки этого дальневосточного вида в Центральной Сибири немногочисленны.

---

[1] Ссылки на этот источник далее приводятся сокращенно: Як.

Левобережье р. Витим в 28 км от г. Бодайбо вверх по течению, сосновый лес брусничник с мохово-лишайниковым покровом на речной террасе; там же, в 65 км от г. Бодайбо, сосняк брусничник со свиным багульником.

5. *Isoëtes echinospora* Durieu (*I. setacea* auct.). Новая находка этого вида относится к северо-восточной окраине ареала.

Правобережье р. Витим в 70 км от г. Бодайбо вверх по течению, старичное Пекино озеро, в воде.

6. *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. et W. L. Schmidt. Ближайшие местонахождения из Верхнеангарской долины (Иванова, 1978). Наши сборы отодвигают северо-восточную границу распространения вида.

Правобережье р. Витим, в 70 км от г. Бодайбо вверх по течению, оз. Коршуновское, в воде.

7. *Scheuchzeria palustris* L. Местонахождения из Центральной Сибири немногочисленны. Ближайшее на западе — на р. Лене близ сел. Усть-Чуя (Иванова, 1979), на востоке — в долине р. Олекма (сел. Средняя Олекма).

Левобережье р. Витим в 28 км от г. Бодайбо вверх по течению, устье протоки Кишка, на сфагново-осоковом болоте; там же, в 65 км от г. Бодайбо, Селезневские озера, на очеретниковом болоте.

8. *Elytrigia jacutorum* (Nevski) Nevski. Образцы этого злака из Бодайбинского района сходны с образцами *E. gmelinii* (Trin.) Nevski (syn. *E. aegilopoides* (Drob.) Peschkova), собранными в юго-западном Забайкалье и Восточном Саяне, но отличаются значительно большей высотой всего растения и листьями, опушенными с верхней стороны довольно длинными волосками. По-видимому, их следует считать особым видом *E. jacutorum*. К нему же надо отнести и растения, собранные ранее в Мамско-Чуйском р-не и приведенные нами под названием *E. aegilopoides* (Иванова, 1979). *E. jacutorum* широко распространен в Якутии. У западной границы ареала известен из Киренского р-на Иркутской обл. (урочище Курейское на р. Лене). Наши данные свидетельствуют о распространении этого вида на юго-запад по долине р. Витим и его притокам. Обитает на степных карбонатных склонах.

Р. Мамакан выше плотины ГЭС; там же, в 15 км от устья; устье р. Бодайбо — правого притока р. Витим.

9. *Rhynchospora alba* (L.) Vahl. Мы приводили находку этого редкого в Сибири вида из долины р. Верхней Ангары (Иванова, 1978). Наши новые образцы дополняют сведения о его распространении.

Р. Левая Верхняя Вача — в бассейне р. Жуя, 900 м над ур. м., нижняя часть субальпийского пояса, на щебнистых промоинах по берегу озера; левобережье р. Витим в 65 км от г. Бодайбо вверх по течению, Селезневские озера на низкой речной террасе, очеретниковое болото.

10. *Carex amblyorhyncha* V. Krecz. Распространена в Северной Америке и в Сибири — на западе до Алтая. В Центральной Сибири известна с Восточного Саяна, Хамар-Дабана и р. Комуч на Икатском хребте. Ближайшая находка в Верхнеангарской долине (Иванова, 1978). Другие сборы известны из северных и северо-восточных районов Якутии (Як, 1974 : 119).

Исток р. Хомолхо — левого притока р. Жуя, 850 м над ур. м., субальпийский пояс, вдоль дороги.

11. *C. gynocrates* Wormsk. Распространена на Дальнем Востоке и в Восточной Сибири. Наши находки принадлежат к западной окраине ее ареала. Ближайшие сборы сделаны в Чарской долине.

Оз. Семикач в устье р. Семикач — правого притока р. Хомолхо, в 194 км от г. Бодайбо по тракту через сел. Кропоткин, 700 м над ур. м., заболоченный лиственничный лес на склоне к озеру; р. Маракан у впадения в него правого притока — р. Догалдын, 700 м над ур. м., сырые участки между двумя протоками.

12. *C. heleonastes* Ehrh. Евросибирская болотная осока. В Центральной Сибири имеются изолированные местонахождения с южного побережья Байкала, из Тункинской долины и с р. Большая Речка у подножья Баргузинского хребта. Имеются сведения о наличии этого вида в Арктическом и Колымском районах Якутии (Як, 1974 : 119).

Г. Бодайбо, болото у вершины Каменного ключа; левобережье р. Витим в 20 км от г. Бодайбо вверх по течению, по тропе среди лиственнично-соснового леса; р. Маракан у впадения в него р. Догалдын, 700 м над ур. м., западины на наледной поляне с застоявшейся водой.

13. *C. laxa* Wahlenb. Евросибирская осока, редко встречающаяся в Центральной Сибири. Приводилась нами для Верхнеангарской долины (Иванова, 1978). Укажем еще одно местонахождение к востоку от Байкала.

Бассейн р. Энгажимо, 550—600 м над ур. м., заросшее озеро в истоках Капитанского ручья, на осоковом болоте с пухоносом.

14. *Cypripedium calceolus* L. Кальцефильный лесной вид. В Центральной Сибири известен со Средне-Сибирского плоскогорья, Восточного Саяна, берегов Байкала и Южного Забайкалья. Для северо-восточного Прибайкалья приводится впервые.

Г. Бодайбо, березняк с лиственницей на сыром каменистом склоне по дороге к истокам Каменного ключа, 15 VII 1978, Л. Белоусова.

15. *Spiranthes amoena* (Bieb.) Spreng. Распространен преимущественно в южной полосе Сибири и Дальнего Востока. К северо-востоку от Байкала находки немногочисленны: р. Верхняя Ангара, устье р. Муя, Чарская долина, южные районы Якутии. Дополняем эти сведения еще одной находкой.

Левобережье р. Витим в 65 км от г. Бодайбо, Селезневские озера, на очеретниковом болоте.

16. *Herminium monorchis* (L.) R. Br. Евразиатский вид, мало известный на северо-востоке Сибири. Приводится для Оленекского и Центрального районов Якутии (Як, 1974 : 168). Ближайшие к нашим находки — с Верхнеангарской долины.

Долина р. Бодайбо в 5—6 км от г. Бодайбо (по тракту), сырой ольховник с травяным покровом по ручью; левобережье р. Витим в 65 км от г. Бодайбо вверх по течению, Селезневские озера, на шейхцериевом болоте со сфагнумом.

17. *Polygonum alpinum* All. (*P. undulatum* Murr.). Евразиатский луговой вид. В Центральной Сибири известен со Средне-Сибирского плоскогорья, Восточного Саяна, берегов оз. Байкал и Южного Забайкалья, в Якутии — из Алданского и Центрального районов (Як, 1974 : 205). Собран нами на берегах р. Витим и некоторых ее притоков. Возможно, распространяется со стороны Средне-Сибирского плоскогорья.

Мамско-Чуйский р-н.: сел. Польяновка в 15 км вверх по течению р. Мама от сел. Луговка, 1977. Бодайбинский р-н: г. Бодайбо, вершина Каменного ключа, на луговых полянах; устье р. Тельмама — левого притока р. Мамакан, луговая поляна у поселка изыскателей; р. Мамакан близ сел. Мамакан; урочище Бугорыхта в 30 км от г. Бодайбо, вниз по течению, 1978.

18. *Stellaria angarae* M. Pop. Известна со Средне-Сибирского плоскогорья, Западного Забайкалья и берегов Байкала. Отмечена также в ряде районов Якутии (Як, 1974 : 224). Наши находки лежат к востоку от известных пунктов сборов в Центральной Сибири. Обитает по песчаным берегам рек, топким берегам озер, на болотах, в зарослях кустарников; поднимается в субальпийский пояс.

Мамско-Чуйский р-н: пос. Мама, урочище Кудимиха на правом берегу р. Витим; в 15 км от пос. Мама выше по течению р. Витим; ручей, впадающий в р. Луговку — правый приток р. Мама; р. Чуйское Олонгро близ впадения ее в р. Большая Чуя, 1977. Бодайбинский р-н: сел. Мамакан в 11 км от г. Бодайбо ниже по течению р. Витим; г. Бодайбо, по тракту; урочище Старый Маракан на р. Маракан (бассейн р. Большой Патом); ручей Веселяевский — левый приток р. Маракан; ручей Еловый в истоках р. Вача — левого притока р. Жуя; р. Хомолхо — левый приток р. Жуя, 1978.

19. *S. graminea* L. Была обнаружена повсеместно в Мамско-Чуйском р-не Иркутской обл. (Иванова, 1979). Новые находки в Бодайбинском р-не еще дальше на восток отодвигают границу ареала этого вида. Как сорняк он показан для Алданского и Колымского районов Якутии (Як, 1974 : 222). Возможно, на Байкало-Патомском нагорье этот вид также занесен человеком, но очень хорошо натурализовался. В нашем районе встречается на лугах, сырых низинных болотах и на просеках.

Сел. Мамакан в 11 км от г. Бодайбо ниже по течению р. Витим; р. Мамакан в 15 км от устья; устье протоки Кишка в 28 км от г. Бодайбо вверх по течению р. Витим; г. Бодайбо, гора с телевизионной вышкой.

20. *Sagina procumbens* L. Маленькое незаметное растение. В Центральной Сибири собиралось мало (берега оз. Байкал, сел. Бичура в Западном Забайкалье).

Правобережье р. Витим в 2 км выше сел. Мамакан, на мшистом береговом склоне.

21. *Pulsatilla ajanensis* Regel et Til. Вид распространен от горного окаймления Охотского моря до восточной части Станового нагорья (хребты Кодар, Удокан и восточная окраина Северо-Муйского хребта — р. Самокут). Наши находки дополняют данные о распространении этого вида у западной окраины ареала.

Урочище Старый Маракан в 9 км от впадения р. Маракан в р. Большой Патом, 700 м над ур. м., верхняя часть лесного пояса, сосновый лес с алтайской овсяницей; истоки р. Хомолхо — левого притока р. Жуя, субальпийский пояс, на щебнистых склонах; сел. Артемовск, 1975, Г. Русяева.

22. *Borodinia baicalensis* N. Busch. Известна с Байкальского хребта и изолированно от него — с хребтов Кодар и Удокан, окружающих Чарскую долину. Наша находка лежит к северо-западу от последнего района.

Р. Хомолхо — левый приток р. Жуя (бассейн р. Чара), 1200 м над ур. м., субальпийский пояс, на щебнистом склоне гольца.

23. *Draba sibirica* (Pall.) Thell. Азиатский луговой вид. В Центральной Сибири известен со Средне-Сибирского плоскогорья, Восточного Саяна и юго-западного берега оз. Байкал. Наши данные в какой-то степени восполняют пробел между названными районами и Якутией, где этот вид представлен довольно широко.

Р. Витим в 2 км от сел. Мамакан вверх по течению; р. Витим в 28 км от г. Бодайбо вверх по течению, протока Кишка; урочище Старый Маракан в бассейне р. Большой Патом; р. Хомолхо — левый приток р. Жуя (бассейн р. Чара).

24. *Saxifraga radians* L. Американо-азиатский вид, распространенный на северо-востоке азиатского материка. Достигает на юго-западе некоторых хребтов Станового нагорья (Удокан, Южно-Муйский, Икатский). Наша находка дополняет сведения о распространении этого вида к северу от Станового нагорья.

Исток р. Хомолхо, 850 м над ур. м., сырые участки с осоками и пушицами у дороги.

25. *Potentilla stipularis* L. Распространена на северо-востоке азиатского материка. Наша находка лежит у юго-западной окраины ее ареала. Ближайшие сборы на хребте Удокан. Имеются также образцы с Витимского нагорья (оз. Ветлаус, р. Ширинга).

Истоки р. Хомолхо — левого притока р. Жуя, 850 м над ур. м., субальпийский пояс, заросли ив с травяным покровом в долине реки.

26. *Sibbaldia procumbens* L. В дополнение к находкам из западной части Байкало-Патомского нагорья (Мамско-Чуйский р-н) приводим данные для его восточной части. По-видимому, это одно из наиболее удаленных на

северо-восток местонахождений данного вида в горах Сибири. Другие сборы лишь с Дальнего Востока.

Один из левых истоков р. Хомолхо — левого притока р. Жуя, 1200 м над ур. м., субальпийский пояс, образует луговину около снежника.

27. *Oxytropis bargusinensis* Peschkova. Этот вид, описанный с Баргузинской долины Г. А. Пешковой (1979), обнаружен и в Верхнеангарской долине. Новые находки расширяют границы его ареала дальше на восток. Обитает на степных карбонатных склонах.

Р. Мамакан — левый приток р. Витим, левый берег водохранилища выше плотины ГЭС; там же, в 15 км от устья; р. Хомолхо в 195 км от г. Бодайбо по тракту через сел. Кропоткин, 650 м над ур. м.

28. *Sphallerocarpus gracilis* (Bess. ex Trev.) K.-Pol. Распространен от берегов Тихого океана до Восточного Саяна. В Центральной Сибири показан для Ангаро-Саянского района, Даурии, а также для берегов Байкала, Чарской котловины и Витимского нагорья (Водопьянова, 1977). Всюду растет как сорняк.

Приведем еще несколько местонахождений этого вида.

Мамско-Чуйский р-н: сел. Большой Северный в 35 км от пос. Мама вверх по течению р. Витим; сел. Луговка в устье р. Луговки — правого притока р. Мама, 240 м над ур. м.; сел. Согдиондон, 650 м над ур. м., верхняя часть лесного пояса. Бодайбинский р-н: г. Бодайбо.

29. *Angelica dahurica* (Fisch. ex Hoffm.) Benth. et Hook. fil. ex Franch. et Savat. Распространена преимущественно в Южном Забайкалье и на Дальнем Востоке. Ближайшие находки на юге — устье р. Муя — притока р. Витим (Водопьянова, 1977), на севере — в Верхне-Ленском районе Якутии (Як, 1974 : 380). Наши находки занимают промежуточное положение между этими районами.

Мамско-Чуйский р-н: р. Мама, между сел. Слюдянка и Польяновка, 1977. Бодайбинский р-н: левобережье р. Витим в 65 км от г. Бодайбо вверх по течению, в травяном березняке, 1978.

30. *Cortusa altaica* Losinsk. Мы приводили местонахождение этого вида с долины р. Витим (Иванова, 1979). Новая находка сделана не менее чем в 60 км от него вверх по течению. Эти местонахождения являются наиболее крайними на северо-востоке ареала этого вида.

Правобережье р. Витим против сел. Мамакан, лиственнично-березовый лес в сыром распадке ручья.

31. *C. sibirica* Andrz. Распространена в южной части Сибири и Дальнего Востока. В Центральной Сибири к северо-востоку от Байкала собиралась мало (хребты Верхне-Ангарский и Южно-Муйский). Другие местонахождения известны из Якутии.

Правобережье р. Мамакан — левого притока р. Витим, выше плотины ГЭС, в сыром распадке ручья. Этот пункт располагается в нескольких километрах от того места, где была обнаружена *C. altaica*, но отделен от него р. Витим.

32. *Polemonium racemosum* (Regel) Kitam. Эта синюха с железисто опушенными, мало надрезанными чашечками известна в Центральной Сибири — на восток до Верхнеангарской и Баргузинской долин и истоков р. Витим (р. Витимкан). По-видимому, распространена в южных районах Якутии. Приводим новую находку этого вида из северо-восточного Прибайкалья.

Левобережье р. Витим в 28 км от г. Бодайбо вверх по течению, устье протоки Кишка, в травяном березняке.

Более обычен для Байкало-Патомского нагорья близкий вид *P. villosum* J. Rudolph ex Georgi.

33. *Hackelia deflexa* (Wahlenb.) Opiz. Сорное растение. Сведения о распространении его к северо-востоку от Байкала немногочисленны. Изредка встречается также в Алданском и Центральном районах Якутии (Як, 1974 : 411). Дополним эти данные новыми находками.

Правобережье р. Витим против сел. Мамакан, на просеке, заросшей таволгой, рябинником и березой; берег р. Витим близ устья р. Бодайбо, на степном каменистом склоне; г. Бодайбо , в 5—6 км по тракту.

34. *Amblynotus rupestris* (Pall. ex Georgi) M. Pop. ex Serg. Распространен в степных и лесостепных районах Южной Сибири. Наша находка изолирована от основного ареала и является одной из самых крайних на северо-востоке. Ближайшие сборы известны с Верхнеангарской долины, р. Уоакит на Южно-Муйском хребте и горы Зарод в Чарской долине.

Устье р. Бодайбо; право- и левобережье р. Мамакан, выше плотины ГЭС. Во всех пунктах собран на карбонатных степных склонах.

35. *Glechoma hederacea* L. В пределах Центральной Сибири известна со Средне-Сибирского плоскогорья и южных берегов Байкала. Наши находки лежат много восточнее и изолированы от основного ареала. Возможно, это растение занесено человеком из долины р. Лены. Все сборы сделаны на участках, часто посещаемых людьми, и тяготеют к р. Витим.

Мамско-Чуйский р-н: устье р. Тахтыга в 7 км от сел. Большой Северный выше по течению р. Витим, заросли ольхи пушистой, 1977.

Бодайбинский р-н: г. Бодайбо, западный луговой склон горы над городом, по берегу ручья; 600 м над ур. м., по берегу р. Бодайбо, 1978.

36. *Prunella vulgaris* L. В Центральной Сибири известна лишь со Средне-Сибирского плоскогорья и юго-западного Прибайкалья. Ближайшее на востоке местонахождение из долины р. Лены в Киренском р-не Иркутской обл. — дер. Змеиная (Водопьянова, 1977).

Мамско-Чуйский р-н: р. Витим в 15 км выше по течению от пос. Мама, по берегу ручья на пастбище; сел. Большой Северный, на поляне; ручей Медвежий — правый приток р. Луговка по дороге к штольням; сел. Согдиондон, на выгоне, 1977.

Бодайбинский р-н: г. Бодайбо, склон горы с телевизионной вышкой над городом, на сырой опушке леса у просеки: в 78 км от г. Бодайбо по тракту на сел. Кропоткин, 900 м над ур. м., вдоль дороги, 1978.

37. *Linaria melampyroides* Kuprian. Известна из Южного Забайкалья и окрестностей сел. Тунка в Тункинской долине к западу от Байкала. Приводимая нами находка была обнаружена далеко к северу от основного ареала.

Правый берег р. Витим в 70 км от г. Бодайбо вверх по течению, урочище Коршуниха, песчаный луговой обрыв к реке.

38. *Utricularia minor* L. В Центральной Сибири данных о нахождении этого вида очень немного. Ближайшие на западе сборы относятся к долине р. Лены близ сел. Усть-Чуя (Иванова, 1979), на востоке — Алданскому и Центральному районам Якутии (Як, 1974: 440).

Левобережье р. Витим в 55 км от г. Бодайбо вверх по течению, озеро у подножья гольца, в мутной воде у берега; истоки Капитанского ручья в бассейне р. Энгажимо, 550 м над ур. м., в окнах стоячей воды среди осоково-сфагнового болота.

39. *Gnaphalium norvegicum* Gunn. Мы обнаружили ранее этот вид за пределами основного ареала — в горах Байкало-Патомского нагорья по левому берегу р. Витим (Иванова, 1979). Наши новые находки относятся к горам правого берега р. Витим.

В 78 км от г. Бодайбо, 800 м над ур. м., вдоль дороги; озеро в истоках р. Аунакит — притока р. Вача, 900 м над ур. м., субальпийский пояс.

40. *Taraxacum pseudonivale* Malysch. Эндемик высокогорий Станового нагорья. Наша находка лежит к северу от основного ареала. Ближайшие пункты сборов на хребте Кодар.

Истоки р. Хомолхо — левого притока р. Жуя (бассейн р. Чара), 1200 м над ур. м., в субальпийском поясе, на сыром щебне около снежника.

В окрестностях г. Бодайбо оказалось много видов луговых и сорных растений, основные ареалы которых лежат далеко к западу и юго-западу от Байкало-Патомского нагорья. Они представлены обычно немногими экземплярами и занесены человеком: *Phleum phleoides* (L.) Karst. (покос в устье протоки Кишка в 28 км от г. Бодайбо вверх по течению р. Витим), *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (г. Бодайбо); *Juncus vvedenskyi* V. Krecz., *Vicia unijuga* A. Br., *Gypsophila altissima* L., *Potentilla canescens* Bess., *Senecio ambraceus* Turcz. ex DC. (окраина г. Бодайбо), *Cerastium maximum* L. (окр. г. Бодайбо), *Lilium martagon* L. (87 километр по тракту от г. Бодайбо в сторону сел. Кропоткин); *Hesperis sibirica* L. и *Potentilla altaica* Bunge (у тракта близ сел. Хомолхо), *Leontodon autumnalis* L., *Spergularia rubra* (L.) J. et C. Presl, *Anthriscus aemula* (Woron.) Schischk. (сел. Артемовск в 70 км от г. Бодайбо и по тракту на 88 километре, на месте бывшего жилья), *Linaria vulgaris* Mill. (сел. Луговка на р. Мама и г. Бодайбо). Более широко расселился вдоль дорог *Leucanthemum vulgare* Lam. (Мамско-Чуйский р-н: селения Большой Северный и Луговка, р. Чуйское Олонгро — у дороги; Бодайбинский р-н: селения Васильевский и Артемовск).

Территория Байкало-Патомского нагорья вошла в сводку «Флора Центральной Сибири» (Бусик и др., 1979) как особый район под названием «Нагорье Патомское». Приведенные нами виды не были показаны для этого района (а некоторые из них не известны также из другого, соседнего района — «Нагорье Становое»).

Большая часть названных нами видов находится в Байкало-Патомском нагорье у восточной или северо-восточной границ распространения в Сибири: *Thelypteris palustris*, *Najas flexilis*, *Isoëtes echinospora*. Многие после обширной дизъюнкции, приходящейся на континентальные районы Забайкалья, появляются вновь на Дальнем Востоке: *Botrychium multifidum*, *B. boreale*, *Scheuchzeria palustris*, *Rhynchospora alba*, *Sagina procumbens*.

Ряд южносибирских видов представлен в нашем районе отдельными местонахождениями, далеко отстоящими на северо-восток от основного ареала — *Cortusa altaica*, *Amblynotus rupestris*, *Linaria melampyroides*. Изолированными от сплошных ареалов в горах Южной Сибири являются также находки циркумполярных арктоальпийских видов — *Gnaphalium norvegicum* и *Sibbaldia procumbens*.

Некоторые виды, довольно широко распространенные на Средне-Сибирском плоскогорье и достигающие на востоке Верхне-Ленского и других районов Якутии, проникли на Байкало-Патомское нагорье, по-видимому, с севера — через долины рек Лены и Витима (евросибирские *Stellaria graminea*, *Glechoma hederacea*, *Prunella vulgaris*, *Linaria vulgaris*, *Polygonum alpinum*, а также сибирский вид *Draba sibirica*).

Далеко изолированными на северо-востоке от основного ареала являются в нашем районе многие сорные и луговые виды, встречающиеся в окрестностях населенных пунктов и занесенные сюда человеком (*Spergularia rubra*, *Barbarea arcuata*, *Leontodon autumnalis*, *Gypsophila altissima* и многие другие).

Представляет известный интерес также наличие в районе исследований нескольких видов, встречающихся в Сибири довольно редко: *Carex heleonastes*, *C. laxa*, *Cypripedium calceolus*, *Herminium monorchis*, *Spiranthes amoena*, *Utricularia minor*. Дизъюнктивность их ареалов отчасти объясняется субъективным фактором: эти растения, как правило, плохо отличимы от близких видов и потому упускались при сборах.

У ряда видов, широко представленных как на юге Центральной Сибири, так и в Якутии, наши находки восполняют в какой-то степени пробел между этими районами. Таковы *Cortusa sibirica*, *Polemonium racemosum*, *Hackelia deflexa*.

В противовес «западным» элементам «восточные» виды немногочисленны. Некоторые растения, хотя и распространены на западе до берегов Байкала, представлены у западной окраины своего ареала немногими изолированными местонахождениями. Из них на территории нашего района отмечены *Lycopodium juniperoidaeum*, *Carex amblyorhyncha* и сорняк *Sphallerocarpus gracilis*. Одни из наиболее западных и юго-западных местонахождений на территории Байкало-Патомского нагорья имеют, возможно, лишь *Carex gynocrates*, *Pulsatilla ajanensis*, *Saxifraga radians*, *Potentilla stipularis*, *Angelica dahurica*.

Удалось уточнить границы ареалов нескольких эндемичных видов. В восточной части Байкало-Патомского нагорья обнаружены растения, считавшиеся эндемиками только высокогорных хребтов Станового нагорья, — *Borodinia baicalensis* и *Taraxacum pseudonivale*. Граница ареала *Oxytropis bargusinensis*, описанного из Баргузинской долины, как оказалось, проходит значительно восточнее.

ЛИТЕРАТУРА

Бусик В. В., Водопьянова Н. С., Иванова М. М., Кроголевич Р. Е., Малышев Л. И., Малышева З. Д., Петроченко Ю. Н., Пешкова Г. А. (1979). Флора Центральной Сибири, 1, 2. Новосибирск, Наука. — Водопьянова Н. С. (1977). Флористические находки в Центральной Сибири. Бот. ж., 62, 9. — Иванова М. М. (1978). Флора Верхнеангарской долины. В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск, Наука. — Иванова М. М. (1979). Находки во флоре северо-восточной части Иркутской области (Мамско-Чуйский район). Бот. ж., 62, 8. — Определитель высших растений Якутии (1974). Новосибирск, Наука. — Пешкова Г. А. (1979). Заметки по флоре Средней Сибири, 3. Нов. сист. высш. раст., 15.

Институт геохимии СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 21 II 1980.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.7 (575) (574)

И. Т. Васильченко

РЕГИОНАЛЬНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ОХРАНЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА И РАЦИОНАЛЬНОМУ ИСПОЛЬЗОВАНИЮ ЕСТЕСТВЕННЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ РЕСУРСОВ РЕСПУБЛИК СРЕДНЕЙ АЗИИ И КАЗАХСТАНА

I. T. VASILCHENKO. A REGIONAL CONFERENCE ON THE PROTECTION OF THE PLANT WORLD AND RATIONAL USE OF THE PLANT RESOURCES OF THE MIDDLE ASIA AND KASAKHSTAN REPUBLICS

Совещание состоялось 5—7 IX 1979 г. в г. Оше (южная Киргизия). В своей работе совещание исходило из задач, поставленных XXV съездом КПСС и XVI съездом компартии Киргизии, а также Постановлением ЦК КПСС и Совета Министров СССР (декабрь 1978 г.). «О дополнительных мерах по усилению охраны природы и улучшению использования природных ресурсов».[1]

В докладах было отмечено, что за период с момента проведения первого совещания по охране растительного мира республик Средней Азии и Казахстана, состоявшегося в г. Фергане в 1969 г., проделана определенная работа, направленная на сохранение и рациональное использование растительных богатств Средней Азии и Казахстана. Расширена сеть охраняемых территорий и памятников природы, разрабатываются проекты новых заповедников и заказников. В каждой республике публикуются книги и наглядные пособия по охране редких и ценных растений.

Вместе с тем в охране растительного мира и рациональном использовании его ресурсов имеется ряд существенных недостатков, что было отмечено на VI Делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества (ВБО) в сентябре 1978 г. В одном из разделов резолюции Съезда записано: «Съезд с сожалением констатирует неудовлетворительное состояние растительного мира горных стран среднеазиатских республик и Казахстана, находящегося в критическом состоянии из-за неконтролируемого и беспощадного хозяйственного использования. Съезд просит правительства указанных республик принять действенные меры для сохранения растительного мира их горных территорий. В первую очередь это относится к можжевеловым (арчевым), фисташковым и ореховым лесам и редколесьям Тянь-Шаня, Памиро-Алая и Туркмении».

Совещание было организовано АН Киргизской ССР и Государственным комитетом по лесному хозяйству Киргизии совместно с Ботаническим институтом АН СССР (БИН) и ВБО. В совещании приняли участие делегаты республик Средней Азии и Казахстана, а также представители БИН, ВБО, Центрального научно-исследовательского института охраны природы и заповедного дела МСХ СССР и Ленинградского государственного университета (ЛГУ) (всего около 120 человек). В программе совещания было 25 докладов. Работа совещания проходила в хорошо оборудованном лектории Ошского обкома партии.

---

[1] Известия, 1979, 6 января.

Совещание уделило особое внимание указанному выше Постановлению ЦК КПСС и Совета Министров СССР, в котором, в частности, отмечалось, что АН СССР и академии наук союзных республик не обеспечили в полной мере организацию фундаментальных исследований по ряду проблемных вопросов охраны природы. В докладе (составленном **И. Т. Васильченко** и **Л. И. Васильевой**, БИН АН СССР), прочитанном Васильченко, было отмечено, что в числе подобных фундаментальных исследований необходимо прежде всего назвать критический пересмотр сети заповедников и заказников в республиках Средней Азии и Казахстане и детальное изучение растительного мира охраняемых территорий. Необходимо сказать, что существующая сеть заповедников и заказников создавалась здесь без тщательного продуманного плана и зачастую без учета рекомендаций ученых. Так, например, Президиум АН СССР еще в 1957 г. издал постановление «О рациональной сети заповедников на территории СССР».[2] В нем фигурировало и создание узбекско-туркменского заповедника на хребте Кугитанг, что осталось не только не выполненным, но и не обсуждалось ни в Узбекистане, ни в Туркмении. Ботаники Узбекистана и БИН усиленно рекомендовали организовать охрану уникальных объектов растительного мира в бассейнах рек Тупаланга и Сангардака (в Сурхандарьинской обл. УзССР), и эти рекомендации поддерживались Государственным комитетом по лесному хозяйству УзССР. Однако эти предложения не только были оставлены без внимания, но в одном из наиболее ценных уголков, подлежащих охране (урочище Оби-наурус на р. Сангардак), в настоящее время развертывается строительство дома отдыха!

Большую озабоченность участников совещания вызвала проблема рационального использования естественных кормовых угодий, как правило, перегруженных выпасом скота сверх всяких норм, причем выпас практически охватил и все леса республик Средней Азии и Казахстана и даже заповедных территорий. Естественным следствием такого ведения хозяйства (в совокупности с другими причинами) явились катастрофическое сокращение лесов, деградация водных источников и пр. На совещании было также отмечено резкое снижение запасов естественных растительных ресурсов ввиду неорганизованной их эксплуатации. Все эти вопросы разрабатываются в рамках отдельных республик то в большей, то в меньшей степени, но, как правило, разобщенно. Ввиду этого председательствующий на совещании вице-президент АН КиргССР **А. М. Мамытов** в своем выступлении особо отметил необходимость тесных контактов в работе отдельных специалистов, работающих в республиках Средней Азии и Казахской ССР. Он внес предложение об организации Регионального координационного совета с формированием в нем секций, т. е. объединенных межреспубликанских бригад специалистов, работающих по однородной тематике. Это предложение было единогласно одобрено совещанием и рекомендовано к разработке. Начало подобной организации было положено здесь же в Оше: узбекские делегаты (**Р. С. Верник** и др., БИН АН УзССР) предложили создать смешанную узбекско-киргизскую бригаду для внедрения на адырах Киргизии эффективной системы улучшения пастбищ, разработанной узбекскими ботаниками.

Во всех республиках Средней Азии в настоящее время составляются книги охраны редких и ценных растений (так называемые Красные книги), однако целый ряд вопросов охраны с наибольшей эффективностью может быть решен лишь на географической основе. Поэтому было внесено предложение о составлении региональной «Красной книги», единой для республик Средней Азии и КазССР. Вопросам охраны растительного мира Киргизии были посвящены также доклады сотрудников Института биологии АН КиргССР **Л. И. Поповой, В. С. Шарашовой** и **Р. А. Айдаровой**; об охране и рациональном ведении лесного хозяйства доложили **П. А. Ган** (Институт биологии АН КиргССР) и **В. Г. Шевченко** (ЛГУ), а также **В. П. Михайловская** (Государственный комитет по лесному хозяйству КиргССР); о роли ботанических садов в охране редких и исчезающих растений рассказали **В. И. Ткаченко** и **И. А. Ассорина** (Ботанический сад АН КиргССР). Были заслушаны и обсуждены доклады сотрудников БИН АН Таджикской ССР **А. А. Мадаминова** и **Р. Б. Киго** об охране и рациональном использовании горных пастбищ в Таджикистане, **Ю. И. Молотовского** об охране исчезающей тугайной растительности и **М. И. Исмаилова** (оба—Таджикский государственный университет) о растительности бассейна Искандеркуля, ее охране и рациональном использовании. Особое внимание вызвал доклад **Ю. М. Мирошниченко** (БИН АН СССР) «Антропогенное влияние на сохранность растительности Каракумов».

---

[2] Охрана природы и заповедное дело. 1957. Бюл. 3. Л., Изд. АН СССР.

Первый заместитель председателя Ошского облисполкома **А. К. Каниметов** в своем докладе осветил состояние и меры охраны растительных объектов в Ошской обл. Киргизской ССР. Он же сообщил о решении Ошского облисполкома учредить в Арсланбобских лесах заповедник орехоплодового леса на базе лесхозов им. С. М. Кирова и Кзыл-Наурского. А. К. Каниметов обратился к делегатам совещания с просьбой поддержать это решение облисполкома. Нужно напомнить, что южнокиргизские ореховые леса с преобладанием в них грецкого ореха *Juglans regia* представляет собою наиболее крупный и наиболее ценный очаг этих замечательных реликтовых лесов даже на фоне мировой географии лесной растительности. Однако состояние охраны этих лесов вызвало большую озабоченность и тревогу советских биологов. Достаточно указать, что за последние 60 лет площадь ореховых лесов в Южной Киргизии, как известно, сократилась на 37%! Причин более чем достаточно: длительные бессистемные рубки, хронический выпас скота и сенокошение, чересполосица с колхозными землями, плохо организованный туризм, широкое использование лесов для строительства дач, ресторанов, домов отдыха, поселков, лагерей и т. п., массовые, необдуманно разрекламированные прививки диких плодовых культурными привоями, наконец, практиковавшаяся одно время обработка ореховых лесов ядохимикатами с самолетов, — все это нарушило древний фитоценотический строй лесов, обусловило резкое обеднение природного генофонда диких плодовых пород, отпад молодняка, развитие сухостоя, грибных болезней и вредителей из мира насекомых. Нужно было принять решительные меры для спасения хотя бы части уникальных южнокиргизских ореховых лесов, что и будет осуществляться теперь благодаря постановлению Ошского облисполкома об учреждении заповедника в Арсланбобских лесах.

В резолюции совещания было отмечено, что одной из важных задач в республиках Средней Азии и Казахстане является разработка научных основ охраны и рационального использования естественных растительных богатств. Постановили просить Государственный комитет по науке и технике при Совете Министров СССР считать это одной из актуальных проблем для названных территорий.

Совещание единодушно поддержало предложение АН Киргизской ССР и Совета народных депутатов Ошского облисполкома о создании Арсланбобского заповедника орехоплодового леса. Одновременно было вынесено решение ходатайствовать перед Советом Министров Киргизской ССР о переводе всех площадей орехоплодовых, фисташковых и других лесов, закрепленных за колхозами, в государственный лесной фонд. Учитывая большое народнохозяйственное значение арчевых лесов и констатируя их исключительно неблагополучное состояние, совещание постановило просить Государственный комитет по науке и технике при Совете Министров СССР включить в план важнейших научных исследований разработку методов охраны и комплексного использования арчевых лесов для нужд сельского хозяйства, а также просить Советы Министров республик Средней Азии изъять из долгосрочного пользования часть арчевых лесов, находящихся в особо тяжелом состоянии, и проводить поэтапное их восстановление, запретить все виды рубок, в том числе и санитарные, в поясе арчевых лесов.

Совещание обратило особое внимание проектных организаций на необходимость экологического обоснования новых технических проектов и хозяйственных мероприятий (строительство водохранилищ, каналов, дорожных и других коммуникаций и т. д.).

В связи с неблагополучным состоянием, а в ряде случаев катастрофическим снижением продуктивности кормовых угодий на территории республик Средней Азии и Казахстана совещание рекомендовало включить в перечень государственных научно-технических проблем проблему «Растительность горных территорий (указанного региона) и повышение продуктивности пастбищ».

Совещание обратило особое внимание на необходимость усиления охранного режима заповедных территорий и повышения уровня проводимых там научно-исследовательских работ. Это в особенности относится к «ключевым» заповедникам, таким, как Сары-Челекскому биосферному заповеднику, не отвечающему своему громкому названию. Одновременно в целях сохранения особо ценных и редких видов растений было решено просить Ошский и Нарынский облисполкомы Советов народных депутатов ходатайствовать перед Советом Министров Киргизской ССР об организации локальных заповедников в Рязан-сае (250 га), Кызылколе (в бассейне р. Чичкан, 250 га) и урочище Мынкут (250 га) (аналогичные заповедники следовало бы организовать и в Курук-сае, а также в других республиках Средней Азии и КазССР). Было отмечено, что орехоплодовые леса южной Киргизии являются естественной лабораторией для проведения фундаментальных исследований в области охраны природы и селекции (дикорастущих плодовых пород).

Совещание рекомендовало расширить исследования по учету и охране древних сортов сельскохозяйственных растений, выведенных методами народной селекции, обратив особое внимание на генетический их анализ.

В целях синтеза (на географической основе) данных, приводимых в республиканских «Красных книгах» охраны редких и ценных растений, было признано полезным составление единой «Красной книги» для всей территории республик Средней Азии и Казахстана, что поручено Главному ботаническому саду АН КазССР. В целях усиления охраны отдельных памятников природы («точечных объектов») было решено просить Совет Министров СССР учредить Государственный знак охраны редких и исчезающих растений.

Особое внимание совещания было обращено на усиление пропаганды идей и методов охраны природы и рационального использования естественных растительных ресурсов.

На совещании был отмечен большой разрыв в сроках созыва региональных совещаний — первое из них состоялось в 1969 г., второе — спустя 10 лет (в 1979 г.). Было решено проводить подобные совещания не реже одного раза в 5 лет (а желательно и чаще). Следующее совещание будет проведено в Алма-Ате или в другом городе.

По окончании совещания для делегатов были организованы экскурсии в заповедник Сары-челек, в Арсланбобский массив ореховых лесов и в арчевые леса Алая. Заключительная встреча делегатов совещания и работников лесного хозяйства была проведена в тополевой роще пригородного лесхоза. Делегаты выразили благодарность Президиуму АН КиргССР и Ошскому облисполкому за прекрасную организацию работы совещания и большую заботу о бытовом обслуживании делегатов.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 I 1980.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 0.19.941 : 002.01 : 581.9

Б. Н. Норин. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. 1979. Л.: Наука, 200 с., 54 рис., табл. 21. Т. 900. Ц. 3 р.

O. V. SMIRNOVA, L. B. ZAUGOLNOVA. *B. N. NORIN.* THE STRUCTURE OF PLANT COMMUNITIES IN THE EAST-EUROPEAN FOREST-TUNDRA

Выход в 1979 г. книги Б. Н. Норина представляет значительное событие в фитоценологии. Название книги не отражает полностью ее содержания, последнее значительно шире, так как в книге большое место отведено теоретическим вопросам фитоценологии. Общий подход определяется задачами, которые ставит автор: «. . .установить наличие или отсутствие ценотических отношений растений, характер их взаимосвязей в различных группировках лесотундры и влияние ценотических отношений на структуру растительного покрова» (с. 5). Такой подход кажется вполне естественным, однако до сих пор он редко встречается в геоботанической литературе.

Анализ фитоценотической литературы, большой фактический материал и научная интуиция автора дали ему возможность сформулировать ценотическую концепцию растительного покрова лесотундры, которую можно применить и к другим типам растительности.

Книга Б. Н. Норина написана живым, ясным языком и удачна по структуре. С одной стороны, все теоретические представления автора (включая анализ литературы) вынесены в отдельные главы, что дает возможность сразу воспринять основной ход рассуждений; с другой, — теоретические главы удачно чередуются с главами, излагающими фактический материал, это создает впечатление большой целостности. Книга завершается фитоценотической характеристикой растительного покрова лесотундры, где используются все теоретические представления автора.

Фактической основой для создания ценотической концепции растительного покрова лесотундры послужил анализ взаимодействия растений. Результаты были получены главным образом путем обработки данных по проективному покрытию видов, вычисления корреляционных отношений и их дальнейшего анализа. Автор пишет, что использование только одного показателя структуры растительного покрова — проективного покрытия — может в какой-то степени считаться недостатком работы; однако, как нам кажется, с этим не следует соглашаться. Во первых, проективное покрытие является хорошей интегральной характеристикой роли вида в сообществе, что было недавно еще раз успешно показано в работе К. А. Куркина «Системный анализ динамики лугов» (1976). Во-вторых, максимально возможное извлечение биологического смысла из одного или немногих удачно выбранных показателей значительно больше обогащает науку, чем невероятно трудоемкое получение массы биогеоценотических характеристик, не связанных общей идеей.

Ценным методическим приемом автора, который можно использовать при изучении иных типов растительности, является выключение из анализа взаимоотношений видов тех площадок, на которых проективное покрытие ниже определенной величины (для мхов ниже 30% и т. д.). Этот прием основан на справедливом представлении автора, что анализ взаимоотношений целесообразно проводить только при условии ценотической замкнутости данного локуса ценоза, так как в противном случае мы не можем отделить ценотические влияния от экотопических. Автором найден удачный критерий ценотической замкнутости: смыкание и перекрывание фитогенных полей компонентов ценоза.

Другим удачным методическим приемом автора является одновременное вычисление сопряженности по А. А. Уранову (1935) и сопряженной встречаемости видов, что позволило в какой-то степени вычленить ценотическую и экологическую составляющие во взаимодействии видов.

Анализ фитоценотической литературы дал возможность Норину четко разграничить два подхода к выделению фитоценозов — ценотический и экотопический и обосновать неправомерность их объединения. Предложение Норина различать фитоценозы и фитохоры как фитосоциальные и территориальные единицы представляется очень удачным и в значительной степени вносит ясность в непрерывно идущие споры о критериях выделения фитоценозов.

Основными признаками фитоценоза как системы Норин считает средообразующий эффект растений и их конкурентные взаимодействия. Фактический материал, собранный автором, позволяет говорить о существовании не только индивидуальных, но и групповых (внутри- и межсинузиальных) связях, которые выражаются в преобладании конкурентных или средообразующих (часто положительных) взаимовлияниях. Наличие положительных средообразующих связей и является одним из основных критериев фитоценоза как системы. Автор, к сожалению, не обсуждает вопроса, можно ли отнести к разряду ценотических отношений разделение ресурсов среды во времени и пространстве, т. е. эколого-биологическую дифференциацию видов и их комплементарность в сообществе. Однако анализ синузиальной структуры, проведенный автором, дает возможность, хотя и не в прямой форме, решить этот вопрос положительно.

При подходе к ценозу как к фитосоциальной единице, специфической чертой которого является конкуренция между растениями, автор ищет критерии наличия ценотических отношений. При этом он успешно использует представления Уранова (1965) о фитогенном поле и предлагает считать фитоценозом ту растительную группировку, в которой фитогенные поля особей смыкаются или перекрываются. Однако при этом Норин отмечает, что для возникновения ценоза необходимы не только некоторая сближенность растений, т . е. смыкание фитогенных полей, но и существование таких компонентов, воздействие которых на другие растения превалирует под влиянием косной среды. Иными словами, необходимо наличие сильного эдификатора, обладающего существенным средообразующим влиянием. Это уточнение, на наш взгляд, усложняет логически четкие представления автора. Конечно, и критерий смыкания фитогенных полей не всегда дает возможность провести четкую границу между агрегацией и ценозом в связи с наличием переходов между ними; однако в крайних вариантах эти образования должны хорошо различаться. Силу же влияния одних компонентов ценоза на другие в настоящие время определить практически невозможно, как нереально количественно оценить силу воздействия компонентов на косную среду. Кроме того, открытым остается вопрос, обязательным ли признаком ценоза является наличие сильного эдификатора?

Таким образом, анализ представлений Норина приводит к заключению о необходимости различать в пределах ценотически обусловленных образований два типа: первый, у которого наблюдается смыкание фитогенных полей особей эдификатора, и второй, у которого этого смыкания не наблюдается или эдификатор не выражен.

Наиболее полные и интересные представления автора связаны с синузией. Несмотря на то что проблема синузии неоднократно дискутировалась в геоботанической литературе (Корчагин, 1976), подход Норина подкупает стройностью и новизной. На основании анализа фактического материала автор приходит к выводу (который уже не раз встречался и не раз оспаривался в геоботанической литературе) об относительной автономности и самостоятельности синузий. Однако в книге Норина автономность рассматривается в ценотическом плане и получает количественную оценку (различие коэффициентов корреляции у видов одной и разных синузий). Одновременно была подчеркнута роль конкурентных отношений в качестве одного из основных механизмов, определяющих существование синузии как элементарной подсистемы ценоза.

Норин последовательно проводит ценотический принцип при выделении синузий: он относит к синузии только ту растительную группировку, у которой сомкнуты фитогенные поля эдификаторных растений. Этот признак действительно позволяет отличать синузии как ценотически обусловленные образования от агрегаций и агломераций. Однако обязательное введение в определение синузии признака смыкания фитогенных полей особей эдификатора исключает из синузий все их сукцессионные типы и, таким образом, устраняет динамический аспект из их жизни. То же самое отмечалось выше и при анализе определения фитоценоза.

В книге приводится четкая, удобная для использования классификация синузий, которая может быть рекомендована для других типов растительности.

Автор рассматривает ценоз как систему взаимодействующих синузий, являющихся его основными элементарными структурными частями. Однако возникает вопрос, все ли ценозы состоят из организованных синузий, всегда ли они могут быть выделены? По-видимому, решение этого вопроса зависит не только от разнообразия точек зрения, но и от особенностей строения того или иного типа сообщества. Вероятно, вопрос структурированности сообществ разного типа еще ждет своего решения.

Норин справедливо считает синузию элементарным структурным образованием, однако при использовании понятий и терминов в рамках системного подхода элементами системы признаются такие ее части, которые относятся к иному, более низкому, чем система в целом, уровню организации. С этой точки зрения, элементами ценоза являются ценопопуляции, а многовидовые образования (например, синузии) следует рассматривать как подсистемы.

К сожалению, в работе Норина практически не нашла отражения мысль, что любой вид представлен в ценозе популяцией, и это приводит к неточности выражений. Так, например, взаимоотношения популяций рассматриваются как индивидуальные, а взаимоотношения синузий — как групповые. По-видимому, было бы точнее говорить о групповых взаимодействиях на разных уровнях организации (популяционном, ценотическом).

Логическим завершением ценотической концепции растительного покрова лесотундры является предложенная автором система ценотически ассоциированных и ценотически неассоциированных группировок растительности, которая нашла реальное воплощение в пятой главе, посвященной растительному покрову восточноевропейской лесотундры. Несомненно, рассматриваемая монография вносит существенный вклад в тундроведение.

Книга Норина вызывает много вопросов и размышлений, в этом еще одно ее достоинство. Она несомненно представляет значительный шаг в развитии общей теории фитоценологии и будет полезна широкому кругу специалистов.

О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова.

Московский государственный
педагогический институт.

Получено 24 XII 1979.

Vol. 66 *No. 3*

March, 1981

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE USSR

CONTENTS

Page

E. M. Lavrenko. On the vegetation of the Pleistocene periglacial steppes of the USSR 313

M. G. Pimenov, E. V. Kluykov, A. T. Teriokhin, G. N. Deviatkova. The delimitation of the genera of the geophilic *Umbelliferae* of the Middle Asia by the methods of multivariate statistics 328

S. V. Gudoshnikov. On the origin of the mountain taiga with *Abies sibirica* from the south of Siberia 341

V. A. Martinenko, V. M. Schmidt. Biometrical comparison of boreal concrete floras of Komi ASSR 353

T. D. Surova. The development of the spores in *Anemia phyllitidis* (*Schizaeceae*). The membrane junctions during the exine formation 371

COMMUNICATIONS 380

V. V. Petrovsky, P. G. Zhukova. Chromosome numbers and taxonomy of some plant species of Wrangel island. (380). — **H. S. Landsberg.** Anatomical and morphological structure of the pericarp in *Phoenix* (*Arecaceae*). (388). — **G. P. Belostokov.** A contribution to the investigation of root systems structure in the annual seedlings of woody plants. (392). — **M. E. Oganesian.** The genera *Campanula* and *Symphyandra* (*Campanulaceae*) in Southern Transcaucasia. (399). — **V. S. Chupov, N. G. Cutjavina.** Serological studies in the order *Liliales*. II. (408). — **K. D. Stepanova, A. I. Sokirka, L. I. Rassokhina.** Biological productivity and the turnover of chemical elements in the communities of *Filipendula camtschatica*. (417). — **N. S. Pavlova.** On the distribution and taxonomy of some *Fabaceae* of the Far East. (424). — **D. D. Basargin.** On the intraspecific differentiation in *Euphorbia discolor* (*Euphorbiaceae*). (428). — **A. N. Polezhaev, A. P. Khokhryakov, A. N. Berkutenko.** On the flora and vegetation of the upper reaches of the Eropol River (on the boundary between Koryakia and Chukotka). (431). — **A. Saghatheljan.** On the *Colutea komarovii* (*Fabaceae*). (436). — **L. N. Schrager, L. A. Malakhova.** An analysis of caryotypes in *Adonis vernalis* and *Clematis integrifolia* (*Ranunculaceae*). (438).

NEW TAXA 441

Z. I. Vetrova. A new species of the genus *Strombomonas* (*Euglenophyta*). (441).

FLORISTIC FINDINGS 444

P. Z. Bossek. *Equisetum telmateia* (*Equisetaceae*) in the Bryansk District. (444). —

M. M. Ivanova. The findings in the flora of Baikalo-Patomskoye Highland. (447).

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 456

I. T. Vasilchenko. A regional conference on the protection of the plant world and rational use of the plant resources of the Middle Asia and Kazakhstan republics. (456).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 460

O. V. Smirnova, L. B. Zaugolnova. *B. N. Norin.* The structure of plant communities in the East-European forest-tundra. (460).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Е. М. Лавренко. О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР . . . 313

М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков, А. Т. Терехин, Г. Н. Девяткова. Разграничение родов геофильных зонтичных Средней Азии с помощью методов многомерной статистики . . . 328

С. В. Гудошников. О происхождении черневой тайги Южной Сибири . . . 341

В. А. Мартыненко, В. М. Шмидт. Биометрическое сравнение бореальных конкретных флор Коми АССР . . . 353

Т. Д. Сурова. Развитие спор папоротника *Anemia phyllitidis* (*Schizaeaceae*). Мембранные контакты в процессе формирования экзины . . . 371

СООБЩЕНИЯ . . . 380

В. В. Петровский, П. Г. Жукова. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля. (380). — **Г. С. Ландсберг.** Анатомо-морфологическое строение перикарпа *Phoenix* (*Arecaceae*). (388). — **Г. П. Белостоков.** Некоторые данные к изучению строения корневых систем однолетних сеянцев древесных растений. (392). — **М. Э. Оганесян.** Роды *Campanula* и *Symphyandra* (*Campanulaceae*) в Южном Закавказье. (399). — **В. С. Чупов, Н. Г. Кутявина.** Серологические исследования в порядке *Liliales*. II. (408). — **К. Д. Степанова, А. И. Сокирка, Л. И. Рассохина.** Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в сообществах *Filipendula camtschatica*. (417). — **Н. С. Павлова.** О распространении и таксономии некоторых *Fabaceae* Дальнего Востока. (424). — **Д. Д. Басаргин.** К вопросу о внутривидовой дифференциации *Euphorbia discolor* (*Euphorbiaceae*). (428). — **А. Н. Полежаев, А. П. Хохряков, А. Н. Беркутенко.** О флоре и растительности верховий реки Еропол (на границе Корякии и Чукотки). (431). — **А. А. Сагателян.** О *Colutea komarovii* (*Fabaceae*). (436). — **Л. Н. Шрагер, Л. А. Малахова.** Анализ кариотипов *Adonis vernalis* и *Clematis integrifolia* (*Ranunculaceae*). (438).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 441

З. И. Ветрова. Новый вид из рода *Strombomonas* (*Euglenophyta*). (441).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . 444

П. З. Босек. *Equisetum telmateia* (*Equisetaceae*) в Брянской области. (444). — **М. М. Иванова.** Находки во флоре Байкало-Патомского нагорья. (447).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА . . . 456

И. Т. Васильченко. Региональное совещание по охране растительного мира и рациональному использованию естественных растительных ресурсов республик Средней Азии и Казахстана. (456).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 460

О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова. *Б. Н. Норин.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. 1979. (460).

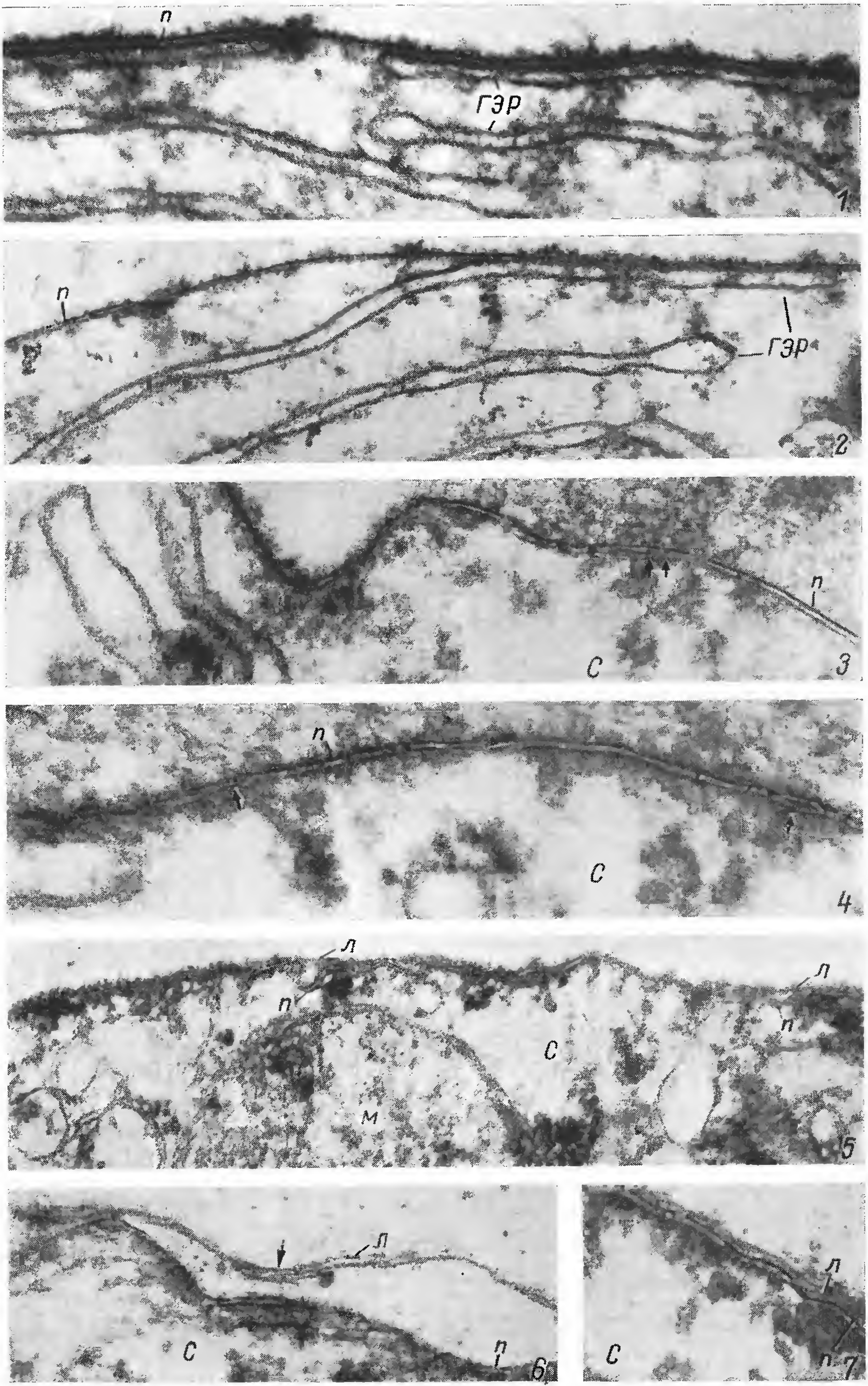


Рис. 2. Формирование ламелл у *Anemia phyllitidis*.

1—4 — предламеллятная стадия: *1*, *2* — периферические цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума образуют с плазмалеммой соединения типа плотных контактов, ×65 000; *3*, *4* — участок плазмалеммы с видоизмененным трехслойным профилем (*стрелки*). Видны цепочковидные участки с пятислойным строением «звеньев», (*3* — ×90 000, *4* — ×130 000); *5—7* — стадия экстраплазматической сборки ламелл: *5*, *7* — ламеллы располагаются вблизи плазмалеммы, более или менее параллельно ей (*5* — ×55 000, *7* — ×80 000); *6* — взаиморасположение ламелл и плазмалеммы на более поздней стадии, чем на рис. 5 и 7 (*6* — ×66 000).

п — плазмалемма, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *с* — спора, *л* — ламелла, *м* — митохондрия.

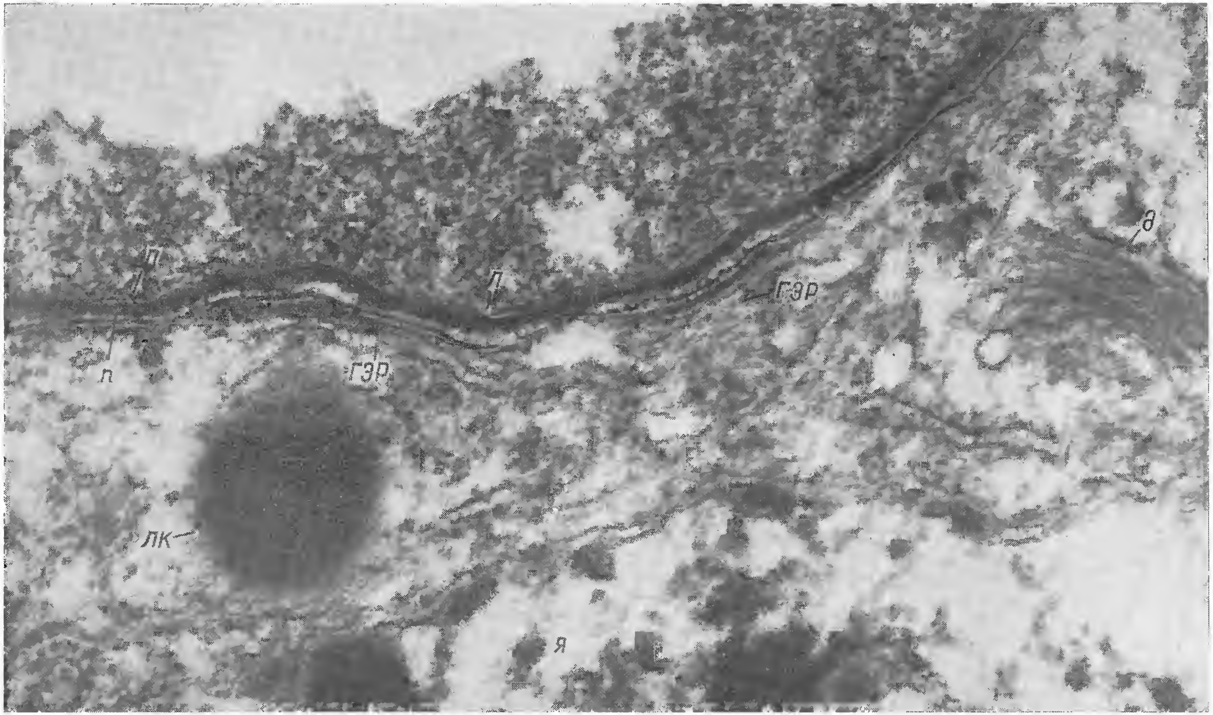


Рис. 3. Стадия секреции и полимеризации спорополленина на ламеллах. Цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума образуют соединение с плазмалеммой по типу щелевого контакта. В местах контакта на нижней поверхности плазмалеммы заметно темное вещество (спорополленин?). Вещество такой же плотности накапливается на нижней поверхности ламелл. *Стрелкой* указаны участки плазмалеммы с измененным профилем, ×70 000.

лк — липидная капля, *я* — ядро, *д* — диктиосома; остальные обозначения, как на рис. 2.

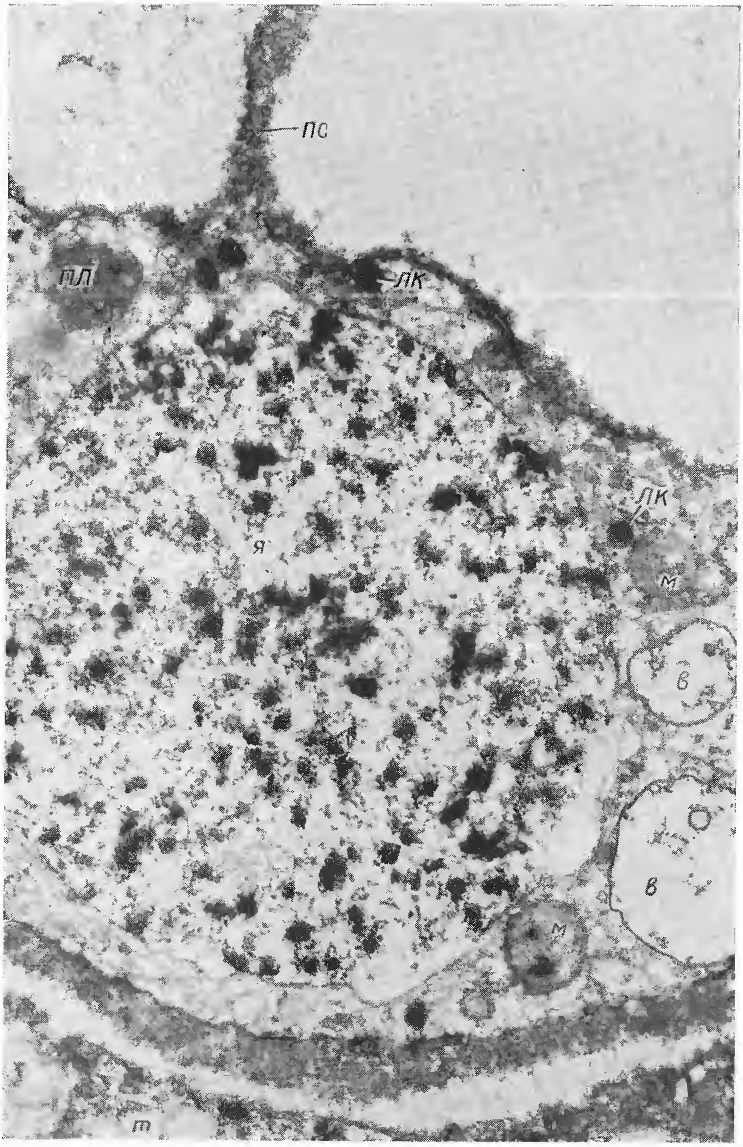


Рис. 4. Общий вид одной из спор тетрады, приступившей к синтезу спорополленина.

пс — проксимальная складка, *пл* — пластида, *в* — вакуоль, *т* — тапету́м; остальные обозначения, как на рис. 2 и 3.

Зак. 2035

К стр. 375

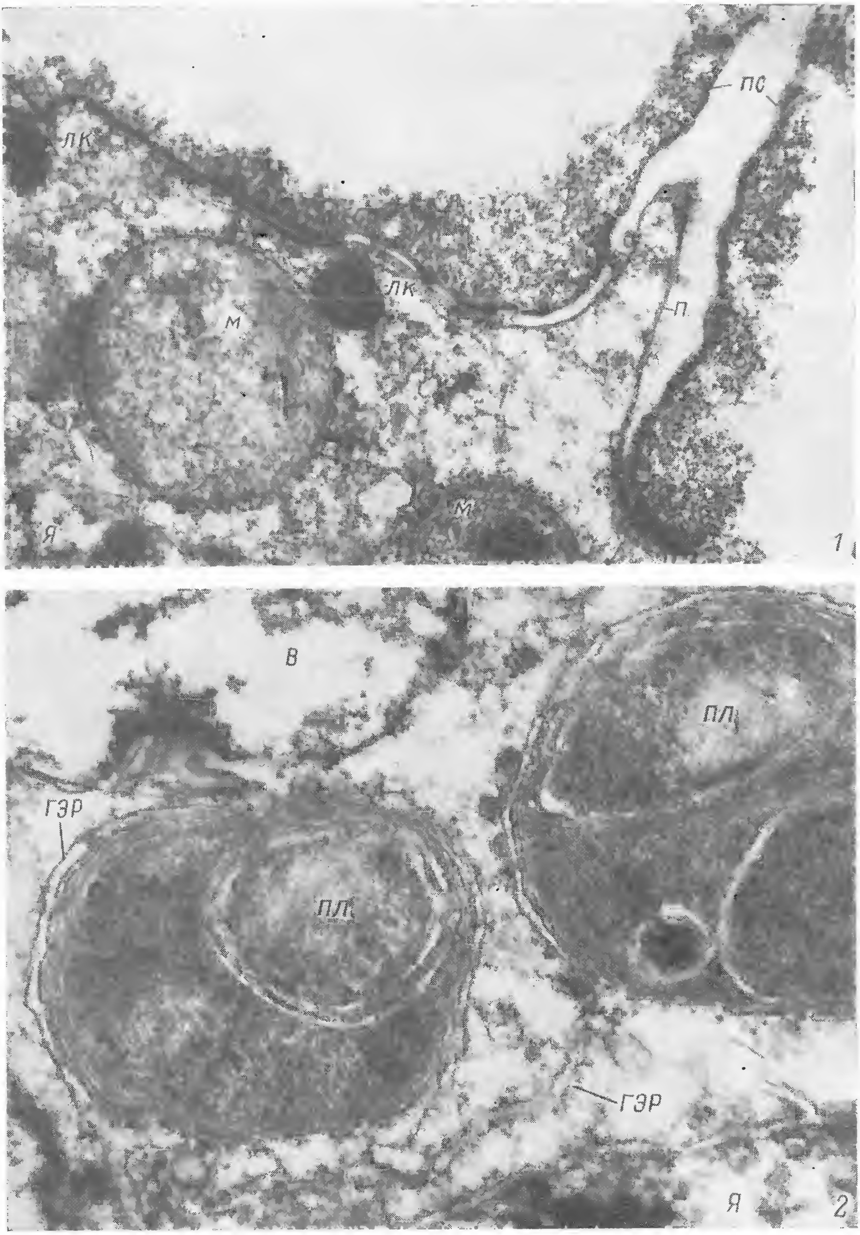


Рис. 5. Стадия секреции и полимеризации спорополленина на ламеллах.

1 — проксимальная часть споры. Раннее отхождение протопласта от формирующейся экзины на проксимальном полюсе привело к образованию проксимальной складки — места будущей лезуры, ×30 000; *2* — пластиды. Гранулярный эндоплазматический ретикулум находится в контакте с наружной мембраной оболочки пластид, ×45 000.
Остальные обозначения, как на рис. 2—4.

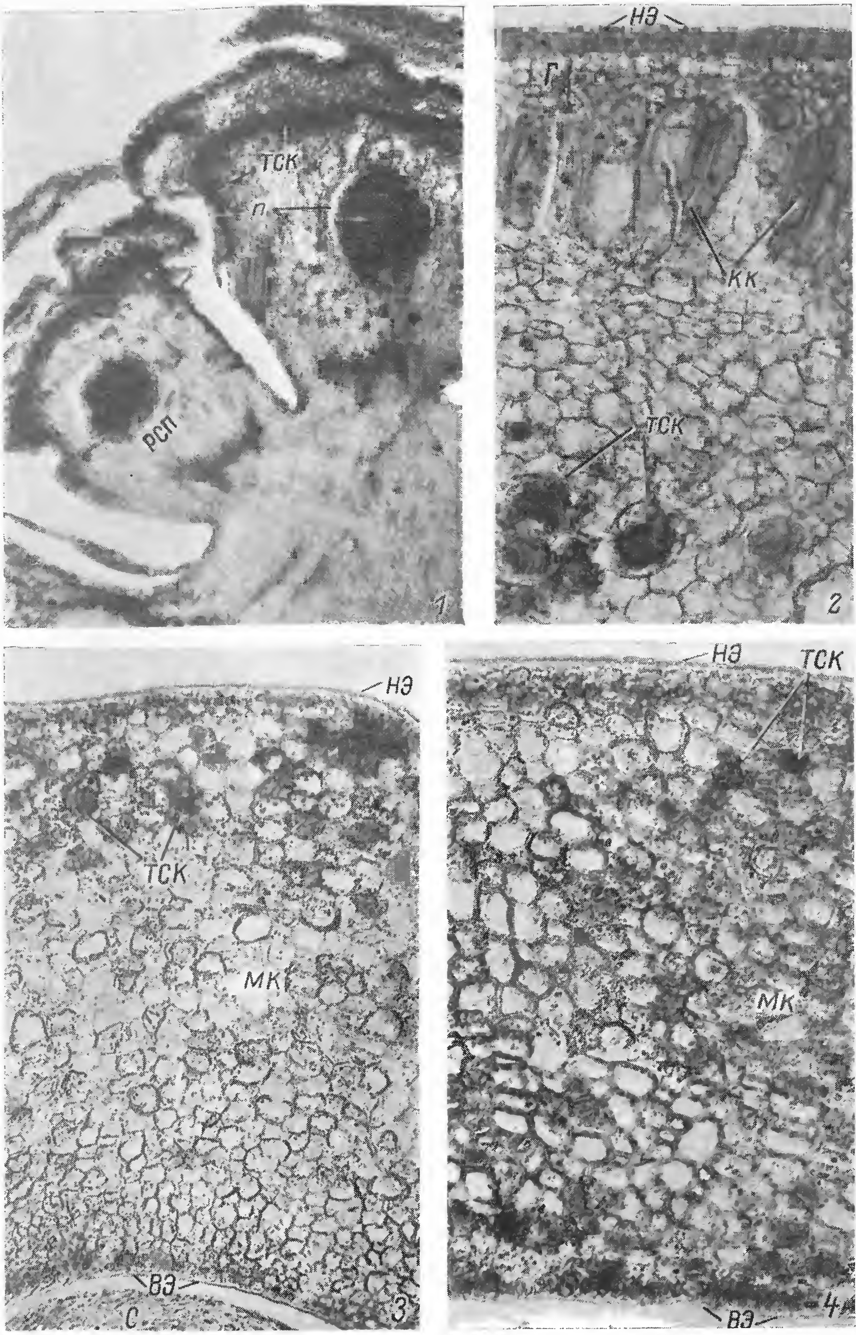


Рис. 2. Строение перикарпа *Phoenix*.

1 — *Ph. roebelinii* — плоды на раннем этапе развития (×40, продольный срез); *2* — *Ph. canariensis* — ранний этап развития (×100, поперечный срез); *3* — *Ph. reclinata* — ранний этап развития (×100, поперечный срез); *4* — *Ph. reclinata* — более поздний этап развития (×100, поперечный срез).
п — перикарп, *рсп* — развивающийся стерильный плод, с — семя; остальные обозначения, как на рис. 1.

К стр. 389

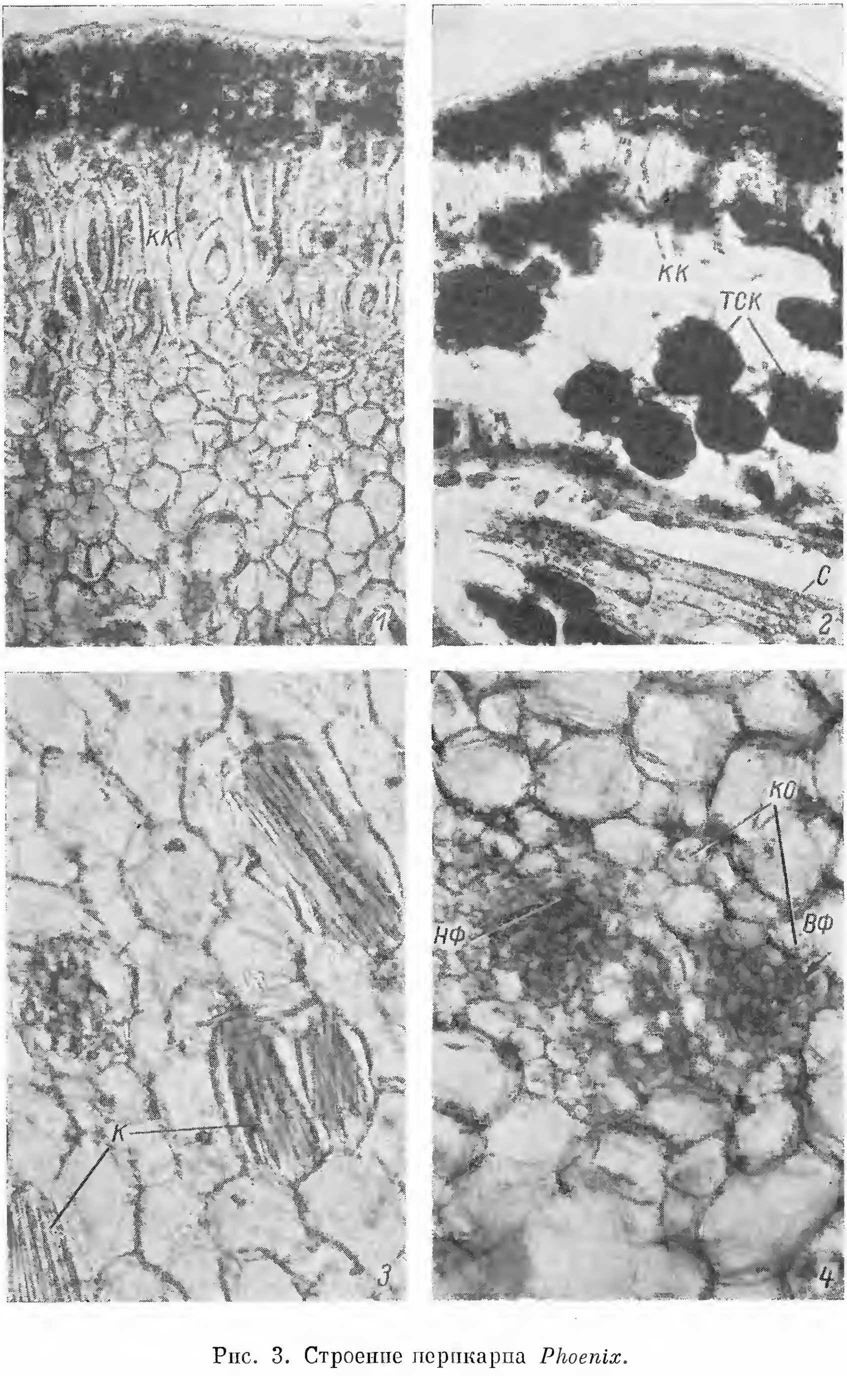


Рис. 3. Строение перикарпа *Phoenix*.

1 — *Ph. canariensis* — поздний этап развития (×100, поперечный срез); *2* — *Ph. roebelinii* — зрелый плод (×100, поперечный срез); *3* — *Ph. canariensis* — рафиды оксалата кальция (×250); *4* — *Ph. canariensis* — биколлатеральный пучок в мезокарпе (×250, поперечный срез).

к — кристаллы (рафиды), *ко* — клетки обкладки проводящего пучка, *нф* — наружная флоэма, *вф* — внутренняя флоэма; остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1981, т. 66, 3, 313—464